

BOTANISCHE ABHANDLUNGEN

HERAUSGEGEBEN VON

K. GOEBEL

PROFESSOR AN DER UNIVERSITÄT MÜNCHEN

HEFT 16

UNTERSUCHUNGEN ÜBER DIE HÜLLORGANE UM ARCHEGONIEN UND SPOROGENIEN DER AKROGYNEN JUNGERMANIACEEN

VON

EDGAR KNAPP

GÖTTINGEN

MIT 214 ABBILDUNGEN IM TEXT



JENA

VERLAG VON GUSTAV FISCHER

1930

Alle Rechte vorbehalten.

Printed in Germany.

Inhaltsübersicht.

	Seite
Einleitung	1—2
I. Abschnitt: Die blattartigen Hüllen	3—83
1. Kapitel: Entstehung, morphologische Bedeutung, Entwicklung und Gestaltung des Perianths	3—20
Beteiligung der Segmente (S. 3), Entwicklungsgang in der Stellung der Archegonien (S. 8), Begriff des Perianths (S. 11), Vergleich mit Anakrogynen (S. 12), Perianthquerschnitt (S. 14).	
2. Kapitel: Die Perianthien und Hüllblätter zur Zeit der Befruchtung	20—55
<i>Blepharostoma</i> (S. 22), <i>Lophocolea</i> (S. 23), <i>Scapania</i> (S. 27), <i>Plagiochila</i> (S. 28), <i>Leptoscyphus</i> (S. 29), <i>Pedinophyllum</i> (S. 30), <i>Lophozia</i> (S. 31), <i>Anthelia</i> (S. 33), <i>Haplozia</i> (S. 35), <i>Eucalyx</i> (S. 36), <i>Alicularia</i> (S. 36), <i>Marsupella</i> (S. 37), <i>Radula</i> (S. 37), <i>Ptilidium</i> (S. 38), <i>Southbya</i> (S. 39), <i>Prasanthus</i> (S. 40), <i>Gymnomitrium</i> (S. 40), <i>Mastigophora</i> (S. 42), <i>Chiloscyphus</i> (S. 43), <i>Cephalozia</i> (S. 45), <i>Odontoschisma</i> (S. 47), <i>Lepidozia</i> (S. 47), <i>Pleuroschisma</i> (S. 49), <i>Harpanthus</i> (S. 49), <i>Calypogeia</i> und <i>Geocalyx</i> (S. 50), <i>Madotheca</i> (S. 50), <i>Frullania</i> (S. 51), <i>Bryopteris</i> (S. 53), <i>Lejeunea</i> (S. 54), <i>Drepanolejeunea</i> (S. 55).	
3. Kapitel: Die biologische Bedeutung der Perianth- und Hüllblattbildung	55—83
Beziehungen zu den Archegonien (S. 57), insbesondere die Bedeutung der reicheren Gliederung (S. 59).	
Beziehungen zu den Sporogonien (S. 75), insbesondere die Bedeutung der Bildung rings geschlossener Hüllen (S. 76).	
II. Abschnitt: Die Beziehungen zwischen Sproßwachstum und Sporophyt	84—162
Jubuleen (S. 85).	
Jungermanieen (S. 85).	
1. Wachstumstyp (S. 88).	
<i>Coelocaulie</i> (S. 90), <i>Harpanthus</i> (S. 91), <i>Thylimanthus</i> -Typ (S. 94), <i>Prasanthus</i> (S. 95).	
2. Wachstumstyp (S. 99).	
Sproßkalyptra (S. 99), <i>Gymnomitrium</i> (S. 101), <i>Chiloscyphus</i> (S. 101), Vergleich von Typ I und II (S. 104), <i>Trichocolea</i> (S. 105).	
3. Wachstumstyp (S. 113).	
a) Ausbildungen an aufrecht wachsenden Sproßspitzen (S. 114).	
<i>Eucalyx</i> (S. 117), <i>Alicularia</i> (S. 118), <i>Southbya</i> (S. 122), <i>Marsupella</i> (Marsupienbildung) (S. 125), <i>Gymnomitrium</i> (S. 128),	

Prasanthus (S. 137), *Marsupella* (Perianthreduktionen) (S. 138),
Systematik der *Haplozia*-*Gymnomitrium*-Gruppe (S. 141),
Mastigophora (S. 144).

b) *Calypogeia*-Typ (S. 147).

Geocalyx (S. 149).

„Kongenitale Verwachsung“ und Marsupienbildung (S. 155), Funktio-
nelle Bedeutung der verschiedenen Ausbildungsformen des sporogon-
tragenden Stämmchens (S. 157), Marsupium und Perianth (S. 160),
Übersich über die Ausbildung des weiblichen Astes bei einigen
Gattungen (S. 161).

Zusammenfassung einiger Ergebnisse 163—165

Literaturverzeichnis 166—168

Einleitung.

Die vorliegende Arbeit macht sich die Untersuchung verschiedener Probleme der Bildung der Hüllen um die Archegonien und Sporogonien der akrogynen Jungermaniaceen¹⁾ zur Aufgabe. In einem ersten Abschnitt sollen Probleme der Perianthbildung besprochen werden, vor allem die Gestaltung des Perianths zur Zeit der Archegonienreife und die Frage der funktionellen Bedeutung des Perianths. Sodann untersuchen wir die Hüllbildung um den Embryo durch das Wachstum des Stämmchens und des Bauchteils des befruchteten Archegoniums. Es wird dabei eine Gesamtdarstellung der durch verschiedenes Wachstum des Stämmchens bedingten Typen der Hüllen versucht werden.

Die Untersuchungen wurden von Oktober 1928 bis Dezember 1929 im Pflanzenphysiologischen Institut der Universität München unter Anleitung von Herrn Geheimen Rat Professor Dr. VON GOEBEL ausgeführt, nachdem ich schon im Sommer 1927 mich in den Formenkreis der Lebermoose einarbeitete und auch während eines Studienaufenthaltes in Schweden und Norwegen von Januar bis Oktober 1928 Gelegenheit hatte, hepaticologische Studien zu betreiben. Das Material für die Untersuchungen habe ich größtenteils in der Umgebung Münchens, außerdem auch in Schwedisch-Lappland und in der Umgebung von Bergen (Norwegen) gesammelt, hier mit Unterstützung durch Herrn Lektor JÖRGENSEN, Bergen. Außerdem stand mir das Material des Bayerischen Staatsherbars München zur Verfügung, für dessen großzügige Überlassung ich Herrn Hauptkonservator Dr. VON SCHÖNAU zu Dank verpflichtet bin. Tropische Formen stellte mir Herr Geheimrat VON GOEBEL aus seiner Sammlung zur Verfügung. Endlich verdanke ich einige seltenere europäische Arten Herrn Lektor W. ARNELL, Uppsala.

Herr Professor HERZOG, Jena, war mir bei der Bestimmung einiger tropischer Arten behilflich und gab mir verschiedene wert-

¹⁾ Die Familie der Jungermaniaceen ist benannt nach LUDWIG JUNGERMAN (1572–1653), Professor der Botanik in Gießen und Altdorf. Er schrieb sich nicht „Jungermann“, wie zumeist angegeben wird (z. B. SACHS, Geschichte der Botanik S. 42; LEUNIS, Synopsis der Pflanzenkunde Bd. III, S. 107), weshalb auch die übliche Schreibweise „Jungermanniaceen“ nicht berechtigt ist.

volle Anregungen. Fräulein GERDA WITTIG unterstützte mich bei der plastischen Ausführung einiger Zeichnungen. Herrn Professor HIRMER verdanke ich die Mikrophotographie Fig. 107.

All den Genannten danke ich auf das herzlichste für ihre Unterstützung.

Mein besonders tiefgefühlter Dank gilt aber meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Geheimrat Professor Dr. VON GOEBEL, der immer wieder durch seine Gedanken die Arbeit befruchtete, und dessen regster Anteilnahme am Fortgang der Untersuchungen ich mich zu erfreuen hatte. Seine Sammlungen und seine Bibliothek standen mir in reichstem Maße zur Verfügung. Seine Art der Naturbetrachtung war mir bei meinen Untersuchungen Leitstern.

Für die europäischen Arten habe ich die Nomenklatur nach MÜLLER (36), für die außereuropäischen nach STEPHANI (55) gewählt. Bei neu beschriebenen Formen habe ich den Autor angegeben.

Fast sämtliche Zeichnungen wurden mit dem ABBÉ'schen Zeichenapparat entworfen.

I. Abschnitt.

Die blattartigen Hüllen.

1. Kapitel: Entstehung, morphologische Bedeutung, Entwicklung und Gestaltung des Perianths.

Durch LEITGEB (26) sind die ersten Zellteilungs- und Wachstumsvorgänge, die zur Bildung des Perianths führen, bekannt geworden. Hauptsächlich auf seine Ergebnisse müssen wir uns zunächst beziehen.

In der Mehrzahl der Fälle werden die Archegonien von der Scheitelzelle und dem jüngsten Kreis von Segmenten produziert. Die drei jüngsten archegonproduzierenden Segmente bilden auch das Perianth. Der gegen die Sproßspitze zu gelegene Teil der freien Außenwand der Segmente liefert die Archegonien, der von der Sproßspitze entfernt gelegene Teil das Perianthelement. Dieser „basiskope“ perianthbildende Teil erhebt sich wulstartig über die Oberfläche des Sprosses, und zwar gemeinsam mit den gleichen Teilen der seitlichen Nachbarsegmente. Auf diese Weise entsteht ein schüsselförmiger, einzellschichtiger Wulst rings um die Archegongruppe; dieser Wulst stellt die Anlage des Perianths dar.

Häufig bildet nicht nur ein Segmentumlauf mit der Scheitelzelle die Archegonien, sondern zwei und vielleicht mehrere. Dies geht z. B. aus meiner Zeichnung von *Lophocolea heterophylla* (Fig. 1) und von *Chiloscyphus pallescens* (Fig. 6 u. 7) deutlich hervor. Auch bei LEITGEB weisen einige Figuren darauf hin (z. B. *Alicularia*). In diesen Fällen bildet, soweit überhaupt archegonproduzierende Segmente zur Perianthbildung verwendet werden, der basiskope Teil des ältesten dieser Segmentumläufe das Perianth.

Aber nicht immer wird das Perianth aus archegonproduzierenden Segmenten gebildet: bei der Gattung *Lejeunea* entsteht das einzige Archegonium aus der Scheitelzelle, und die freie Außenwand der drei jüngsten Segmente wird ganz zur Perianthbildung verwendet. Bei *Frullania*, wo 2 Archegonien gebildet werden, geht eines aus der Scheitelzelle, das andere aus dem jüngsten Segment hervor. Das Perianth bildet sich hier also aus einem fertilen (archegonproduzierenden) und zwei sterilen Segmenten. Bei *Radula* bildet das

ventrale Segment, das übrigens auch weder Unterblätter noch sonstige Auswüchse bildet, keine Archegonien; das Perianth wird dort aus zwei fertilen (seitlichen) und einem sterilen (ventralen) Segment gebildet¹⁾. Bei *Lophocolea* endlich bilden zwar Scheitelzelle und die drei (oder mehrere) jüngsten Segmente Archegonien. Das Perianth wird aber aus den drei Segmenten des nächstälteren Umlaufes, also aus drei sterilen Segmenten gebildet.

Diese Befunde konnte ich für *Lophocolea heterophylla* bestätigen. Fig. 1 zeigt einen optischen Längsschnitt durch die Spitze eines

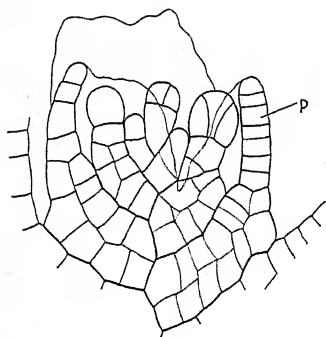


Fig. 1. *Lophocolea heterophylla*. Optischer Längsschnitt durch die frei präparierte Spitze eines jungen Archegonien tragenden Sprosses. Die Umrisse des Perianths sind angedeutet. P = Perianth.

archegontragenden Stämmchens. Man sieht deutlich, daß zur Bildung des Perianths sterile Segmente verwendet wurden. Damit geht das Perianth natürlich, genau wie die gewöhnlichen Blätter und im Gegensatz zu den aus fertilen Segmenten gebildeten Perianthien, aus dem akroskopen Teil der freien Außenwand des Segmentes hervor. Fig. 1 läßt dies deutlich erkennen. Mit schwächeren Linien sind die Umrisse des Perianths angedeutet. Es fällt auf, daß die drei perianthbildenden Segmente verhältnismäßig selbständig ausgewachsen sind und drei blattähnliche Lappen bilden, die nur an der Basis seitlich zusammenhängen, während bei der Mehrzahl der Formen das Perianth zunächst rings gleichmäßig auswächst und einen ungegliederten Wulst bildet (S. 17 wird hierauf näher eingegangen werden). Ich möchte diese Selbständigkeit der Segmente beim *Lophocolea*-Perianth mit der Tatsache in Zusammenhang bringen, daß es sich um sterile, von der Scheitelzelle relativ weit entfernte Segmente handelt, die sich deshalb in ihrer Ausbildung mehr den Blättern nähern. Wir sehen ja auch in der Ausbildung der Hüllblätter vieler Formen einen allmählichen Übergang von perianthartiger zu rein laubblattartiger Ausbildung, ein Übergang, der sich besonders auch in dem mehr oder weniger weitgehenden seitlichen Im-Zusammenhangbleiben der Segmente eines Umlaufes ausdrückt (vgl. z. B. *Chiloscyphus aselliformis* und viele andere).

¹⁾ Diese Sterilität des ventralen Segmentes dürfte wohl häufiger sein. Ich habe sie z. B. auch beobachtet bei *Chiloscyphus pallescens* (Fig. 7).

Auch im weiteren Wachstum zeigt sich diese weitgehende Selbständigkeit der drei Segmente. Fig. 2 zeigt die drei weiter entwickelten blattähnlichen Perianthlappen von *Lophocolea bidentata*, die nur in einer ganz schmalen Zone an der Basis zusammenhängen. Fig. 3 zeigt die Elemente eines älteren Perianths. Durch Wachstum an der Basis hat sich eine rings geschlossene Röhre gebildet, der die drei Lappen, die sich noch stark entwickelt haben, oben aufsitzen. Bei *Lophocolea heterophylla* ist das Wachstum ähnlich.

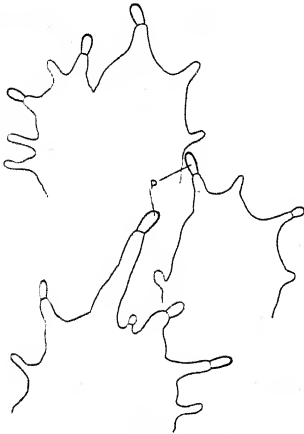


Fig. 2.

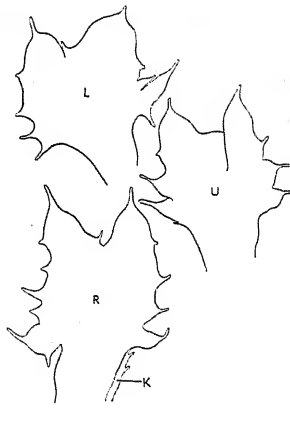


Fig. 3.

Fig. 2. *Lophocolea bidentata*. Die 3 Lappen eines jungen Perianths. Nur an der Basis waren sie ein Stück weit rings zusammenhängend, sind aber im übrigen noch ganz selbständig. P = Papillen.

Fig. 3. *Lophocolea bidentata*. 3 etwas ältere Perianthlappen als die in Fig. 2 dargestellten. An dem schmälern Stück an der Basis hingen sie seitlich rings zusammen. An der so gebildeten Röhre sind an den Segmentgrenzen dornig bewehrte Kiele (K) gebildet. L = linkes, R = rechtes Seitenblatt, U = Unterblatt.

Auch bei *Chiloscyphus*-Arten — untersucht wurde *Chiloscyphus pallescens* — ist eine weitgehende Selbständigkeit der drei perianthbildenden Segmente zu beobachten. Am Perianth mit befruchtungsfähigen Archegonien sind zwischen den drei den Segmenten entsprechenden Lappen tiefe Einschnitte (Fig. 4). Wie bei *Lophocolea* wird bei der weiteren Entwicklung durch Wachstum an der Basis eine geschlossene Röhre gebildet, während gleichzeitig die drei Lappen weiter auswachsen (Fig. 5). Das fertige Perianth ist oben glockenförmig offen und zeigt noch deutlich die drei Blattlappen. Diese Selbständigkeit der Segmente ließ mich nun vermuten, daß auch hier sterile, vom Scheitel weiter entfernte Segmente zur Perianthbildung verwendet werden. Tatsächlich hat die Untersuchung diese

Vermutung bestätigt. Wie Fig. 6 und Fig. 7 zeigen, sind es sterile Segmente (6, 7 und 8), die das Perianth bilden, während zwei jüngere Segmentumläufe zur Archegonbildung verwendet werden. Am Seg-



Fig. 4.

Fig. 4. *Chiloscypus pallescens*. Frei präparierte Spitze eines Sprosses mit jungem Perianth und geöffneten (aber abgestorbenen) Archegonien. Von den 3 innersten Hüllblättern ist das nach vorne gelegene wegpräpariert. Die 3 perianthbildenden Segmente sind ziemlich selbständig ausgewachsen.

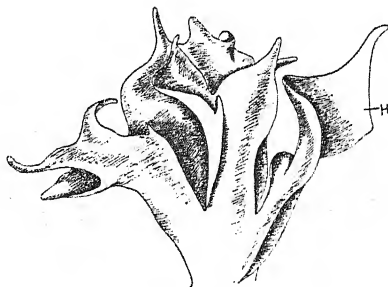


Fig. 5.

Fig. 5. *Chiloscypus pallescens*. Ein etwas älteres Perianth als das in Fig. 4 dargestellte. H = das jüngste Hüllblatt, das am unteren Teil des Perianths schief inseriert erscheint (vgl. S. 147).

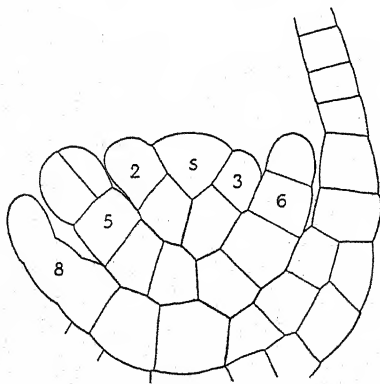


Fig. 6.

Fig. 6. *Chiloscypus pallescens*. Optischer Längsschnitt durch die frei präparierte Spitze eines jungen weiblichen Geschlechtsastes. Vgl. dazu Fig. 7, dort auch die Erklärung der Bezeichnungen.

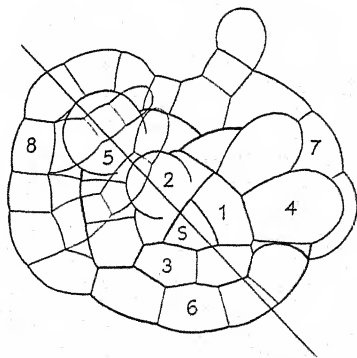


Fig. 7.

Fig. 7. *Chiloscypus pallescens*. Aufsicht auf die in Fig. 6 im Längsschnitt dargestellte Sproßspitze. s = Scheitelzelle (noch undifferenziert), 1—8 = Segmente in der Reihenfolge ihrer Entstehung. Segment 2, 4 und 5 haben Archegonien angelegt, das ventrale Segment 3 bleibt steril. Segment 6, 7 und 8 bilden das Perianth. 2 fädige Auswüchse des Segmentes 8 haben sich über das Präparat gelegt. Die durch die Scheitelzelle gezogene Gerade gibt die Lage des in Fig. 6 dargestellten optischen Längsschnittes an.

ment 5 ist ein Archegonium angelegt, an dem nächstjüngeren Segment 4 sind zwei angelegt, das ventrale Segment 3 ist steril, während das Segment 2 wieder ein Archegonium anlegt. Segment 1 ist noch ungeteilt, und auch die Scheitelzelle ist noch nicht ausgewachsen.

Normalerweise wachsen also bei *Lophocolea* und *Chiloscyphus* die archegonbildenden Segmente nicht zu Blättern aus. Dagegen kommen als anormale Bildungen gelegentlich schmale blattartige Gebilde innerhalb der Perianthen und zwischen den Archegonien vor, die ich für reduzierten Blättern entsprechende Auswüchse von archegonbildenden Segmenten halten möchte. Mit dieser Auffassung stimmt eine gelegentliche Beobachtung LEITGEB's bei *Lophocolea heterophylla* überein, wo er innerhalb der Perianthanlage die basiskope Außenfläche eines archegonproduzierenden Segmentes wulstartig auswachsen sah (26, II, S. 50). Solche Blättchen habe ich beobachtet bei *Lophocolea bidentata*, *Chiloscyphus pallescens*, *Lophozia ventricosa*, *Alicularia geocypha* und *A. compressa* (vgl. S. 120).

Der Vergleich von Formen, deren Perianth zum Teil aus fertilen, zum Teil aus sterilen Segmenten gebildet wird, ist lehrreich für die Auffassung des Perianths. Daß bei *Lophocolea*, *Chiloscyphus* und den monogynischen Formen einfach drei im Zusammenhang gebliebene Blätter vorliegen, ist ja nach dem, was über die Anlegung gesagt wurde, klar. Gerade hier war es auch, wo NEES VON ESENBECK die Entstehung des Perianths aus „verwachsenen“ Blättern erkannte. Daß aber kein wesentlicher Unterschied darin besteht, ob das Segment auch Archegonien produziert oder nicht, zeigen die Fälle, wo das Perianth teils von sterilen, teils von fertilen Segmenten gebildet wird. Wie die männlichen Hüllblätter in ihren Achseln Antheridien produzieren (als Trichome der Segmente), so erzeugen die weiblichen Hüllblätter ebenfalls an der der Sproßspitze zugekehrten Seite Archegonien. Während aber die Antheridien ziemlich spät angelegt werden, wenn die Hüllblätter schon relativ weit entwickelt sind, entstehen die Archegonien, entsprechend ihrer Stellung nahe der Scheitelzelle, schon sehr frühzeitig, und das Segment wächst dann erst zum Blatt (Perianthteil) aus.

Die Ableitung des Perianths von Blättern wird auch deutlich aus einigen anormalen Bildungen. So sind Perianthen, die nicht rings verwachsen, sondern an einer Seite bis zum Grunde offen sind, nicht selten. Bei *Plagiochila*-Arten ist dieses Verhalten häufig zu beobachten. In Fig. 8 sind schematische Querschnitte von auf einer Seite geöffneten Perianthen von *Cephalozia reclusa*, *Chiloscyphus pallescens*, *Leptoscyphus Taylora*, *Lophozia Schultzii* und *Mastigophora di-*

clados dargestellt. Bemerkenswert ist auch der in Fig. 9 dargestellte Fall von *Lophocolea bidentata*. Das Perianth ist hier nur aus zwei Segmenten gebildet, einem lateralen und einem ventralen, während das dritte Segment ein freies Hüllblatt gebildet hat. Eine Seitenfläche des Perianths ist deshalb überhaupt nicht entwickelt. Bei einem anderen Perianth von *Lophocolea bidentata* waren zwar drei Segmente an der Bildung eines rings geschlossenen Perianths beteiligt. Der freie Perianthlappen des ältesten dieser Segmente war

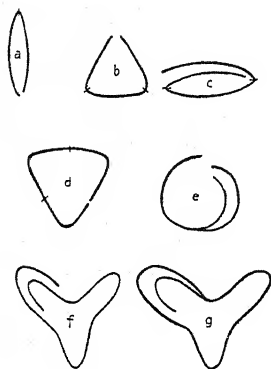


Fig. 8.

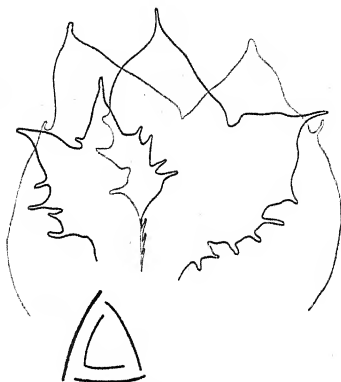


Fig. 9.

Fig. 8. Schematische Querschnitte von anormal ausgebildeten Perianthien. a *Leptoscyphus Taylori*, b *Chiloscaphus pallescens*, c dasselbe Perianth höher, wo die beiden freien Ränder übereinander geschlagen sind, d *Cephalozia reclusa*, e *Lophozia Schultzei*, f *Mastigophora dielados*, g *Mastigophora dielados* (ein anderes Perianth). Weitere Erklärungen im Text.

Fig. 9. *Lophocolea bidentata*. Anormales Perianth. Die beiden zusammenhängenden perianthartigen Segmentauswüchse (stärkere Linien) und der nächstältere freie (schwächere Linien). Unten schematischer Querschnitt. Übrige Erklärung im Text.

aber wie ein Hüllblatt gestaltet, sein Rand viel weniger gegliedert als die Ränder der übrigen Perianthlappen. Umgekehrt folgte bei einem Perianth von *Leptoscyphus Taylori* auf ein vollentwickeltes, aber auf einer Seite offenes Perianth nach außen ein freies Blatt, dessen Rand gekerbt war wie der Perianthrand. Die weiteren Hüllblätter waren normal entwickelt. Bei *Lophozia Schultzei* war ein Perianth, das ein fast reifes Sporogon umschloß, nur auf der Dorsalseite offen. An der Ventralseite hing mit dem Perianth innen ein ebenfalls perianthartig ausgebildetes Segment ganz herauf zusammen. Es wurde also innen noch ein blattbildendes Segment ausgebildet, das aber an einer Seite mit den älteren Segmenten in Verbindung blieb. In Fig. 8e ist ein schematischer Querschnitt durch dieses Perianth dargestellt.

Ich kann es mir nicht versagen, diese Darlegungen in Zusammenhang zu bringen mit der Auffassung von dem Entwicklungsgang in der Stellung der Archegonien (vgl. übrigens GOEBEL, Org. II, S. 843 und LEITGEB 26, II, S. 50—52).

Zunächst nehmen wir die Archegonien ähnlich in Achseln von Blättern stehend an wie die Antheridien. Die Wachstumshemmung des Sprosses ließ sie gegen die Spitze vorrücken, wo schließlich selbst die Scheitelzelle von der Archegonbildung ergriffen wurde. Damit wurden die Archegonien aus immer unentwickelteren Segmenten angelegt, was zu einer Hemmung der Blattbildung in diesen Segmenten führte. Wenn die ersten Teilungen des Segmentes schon vor der Anlegung der Archegonien eintraten, so konnte sich das Blatt noch ziemlich ungehemmt entwickeln (ob dieses Blatt einzeln bleibt oder mit den seitlichen Segmenten in der Perianthbildung aufgeht, ist in diesem Zusammenhang nicht von Bedeutung). Je früher die Archegonanlegung erfolgte, desto mehr mußte die Blattbildung zurücktreten, weil die Archegonanlage den größten Teil der freien Außenfläche des Segmentes für sich in Anspruch nahm. So wurde die Blatt- bzw. Perianthbildung aus fertilen Segmenten unterdrückt, das Tragblatt, in dessen Achsel ursprünglich das Archegonium (bzw. die Archegonien) gestanden haben, ist verschwunden. Es wäre dies also ein durch fortschreitende Unterdrückung der Tragblätter charakterisierter Entwicklungsgang. Diese Tragblätter werden dann ersetzt durch Blätter aus älteren Segmenten.

Diese hier dargelegte Auffassung des Vorrückens der ursprünglich wie Antheridien in den Achseln von Blättern angelegten Archegonien nach dem Sproßscheitel zu wird noch gestützt durch eine Beobachtung, die SCHIEFFNER machte (46). Er beobachtete bei *Scapania curta* Archegonien, die, entfernt vom Sproßscheitel, in den Blattachseln unterhalb unentwickelter Perianthien in Gruppen zwischen Paraphysen standen, also genau die Stellung hatten, die wir von Antheridien gewohnt sind.

Die Unterdrückung der Tragblätter ist in verschieden hohem Maße durchgeführt. Bei all den Formen, bei denen außer der Scheitelzelle mehr als ein Segmentumlauf zur Archegonbildung verwendet wird, werden nur die Tragblätter aus dem ältesten der archegonbildenden Segmentumläufe entwickelt, während die jüngeren Segmente normal keine Tragblätter bilden. Bei manchen Formen sind aber auch die Tragblätter der ältesten fertilen Segmente reduziert oder fehlend. Für Fälle, wo sie reduziert sind, werden wir bei Besprechung der reduzierten Perianthien zahlreiche Beispiele kennen

lernen; *Alicularia* wurde schon von GOTTSCHKE und LEITGEB in dieser Hinsicht angeführt (14, S. 348; 26, II, S. 48). Fehlend sind die Tragblätter, wie wir gesehen haben, bei *Lophocolea* und *Chiloscyphus*.

Ein ebenfalls zu dem Vorrücken der Archegonien nach der Spitze in Beziehung stehender, aber von der Reduktion der Tragblätter unabhängiger Entwicklungsgang ist die Reduktion der Zahl der archegonbildenden Segmente. Bei *Lophocolea*, *Chiloscyphus*, *Alicularia* und wahrscheinlich vielen anderen sind außer der Scheitelzelle noch mehrere Segmentumläufe (wenigstens 2) an der Archegonbildung beteiligt. Meist bildet die Scheitelzelle und nur ein Segmentumlauf Archegonien. Bei *Radula* wird der Archegonstand dorsiventral, indem nur die beiden jüngsten Seitensegmente und die Scheitelzelle Archegonien bilden, das ventrale Segment aber steril bleibt (25, S. 32 ff.). Wie ich in der Anmerkung S. 4 erwähnt habe, kommt diese Dorsiventralität offenbar häufiger vor, auch bei Formen, wo mehr als ein Segmentumlauf Archegonien bildet (*Chiloscyphus*). Bei den Jubuleen ist die Reduktion der Zahl der archegonbildenden Segmente noch weiter fortgeschritten, indem bei *Frullania* neben der Scheitelzelle nur noch ein Segment ein Archegonium bildet, während bei *Lejeunea* überhaupt nur mehr aus der Scheitelzelle selbst ein Archegonium gebildet wird. Es ist bemerkenswert, daß *Lophocolea*, das wir als ein Schlußglied bei der fortschreitenden Reduktion der Tragblätter kennen gelernt haben, in der Reihe der Reduktion der Zahl der archegonbildenden Segmente am Anfang steht. Es zeigt uns diese Tatsache, daß beide Entwicklungsreihen nicht parallel gegangen sind, sondern daß wir uns von einem weit zurückliegenden Typus aus eine in verschiedener Richtung gehende Entwicklung der verschiedenen Formen zu denken haben. Bei Formen wie *Lophocolea* ist dabei durchaus eine gegenläufige Beziehung der beiden Entwicklungsreihen wahrscheinlich.

Zu den wesentlichen Eigenschaften eines Perianths gehört, daß es, wie es in der Literatur heißt, rings verwachsen ist. Selbstverständlich handelt es sich hier nicht um eine nachträgliche Verwachsung von drei Blättern, sondern um das, was GOEBEL eine „kongenitale Verwachsung“ nennt (Org. I, S. 463). Die Segmentteile, die das Perianth bilden, wachsen ringsherum gemeinsam als Wulst über die Stämmchenoberfläche empor. Wir werden uns später noch ausführlicher mit sog. „Verwachsungen“ zu beschäftigen haben, weshalb dieser Hinweis hier genüge. Wir wollen aber den irreführenden Ausdruck „Verwachsung“, der in der Literatur schon so viel Unheil angerichtet hat, ganz vermeiden und statt dessen

von einer Verbindung zwischen den entsprechenden Partien der zur Perianthbildung verwendeten Segmente sprechen. Solche verbundene Blätter kommen ja auch sonst vor (z. B. *Chiloscyphus aselliformis*). An den vegetativen Blättern sind solche Verbindungen allerdings selten. Dagegen sind vielfach die dem Perianth vorausgehenden weiblichen Hüllblätter („Perichätialblätter“) mit den seitlich angrenzenden verbunden (vgl. Org. II, S. 850). Nicht selten sind hier auch die Blätter zu einer rings geschlossenen Hülle (wie beim Perianth) verbunden. Von vielen solcher Fälle erwähne ich *Chiloscyphus aselliformis*, bei der auf diese Weise drei bis vier solcher Hüllen gebildet sind. Besonders auffallend ist diese Erscheinung bei *Dichiton*, wo außerhalb des Perianths durch gemeinsames Auswachsen der hüllblattbildenden Segmente noch ein oder mehrere „Hüllblattkelche“ vorhanden sind, bei denen die einzelnen Hüllblätter wie bei der Perianthbildung ihre Selbständigkeit völlig eingebüßt haben (vgl. MÜLLER, 36, I, S. 747). Diese rings geschlossene Verbindung zwischen den Blattelementen ist also kein auf Perianthien beschränktes Merkmal, und es fragt sich deshalb, wie ein Perianth überhaupt zu definieren ist. Diese Frage ist deshalb nicht unnötig, weil das Vorhandensein oder Nichtvorhandensein eines Perianths häufig als wichtiges Merkmal zur Arterkennung dient, man sich aber offenbar noch wenig Kopfzerbrechen gemacht hat über den Begriff des Perianths.

GOTTSCHÉ (14, S. 331 ff.) glaubte, das Perianth entstehe erst nach der Befruchtung, und er definiert deshalb das Perianth (Kelch, Blütendecke) als „jedes röhrenförmige Gebilde, von dem ich die Nichtexistenz um die Zeit der Empfängnis des Stempels nachweisen kann, und welches sich später zwischen Hüllblättern und Stempel (diese einschließend) bildet“.

Diese Definition beruht auf der ganz falschen Voraussetzung, das Perianth entstehe erst nach der Befruchtung. Es ist deshalb der Unterschied, den er zwischen einem Perianth und einem „Perichaetium monophyllum“, d. h. einem rings geschlossenen Kreis von Hüllblättern macht, nicht stichhaltig. Später hat übrigens GOTTSCHÉ seinen Irrtum erkannt (17, Nr. 626).

Auch die Bestimmung, als Kriterium zu nehmen, ob die fragliche Bildung aus fertilen oder sterilen Segmenten gebildet ist, ist nicht möglich, denn abgesehen von der Schwierigkeit der Untersuchung haben wir erstens gesehen, daß viele Perianthien zum Teil aus sterilen, zum Teil aus fertilen Segmenten gebildet sind; sodann müssen aus fertilen Segmenten gebildete Blätter nicht notwendig mit den seitlich angrenzenden verbunden sein. Endlich wären dann

ja Hüllen, wie die von *Lejeunea* und *Lophocolea*, die schon immer als Perianthien bezeichnet wurden, nicht mehr als solche anzusprechen. Wir sehen hieraus, daß der Begriff des Perianths keineswegs ein strenger ist. Wir können nur sagen, wir verstehen unter Perianth den innersten Kreis von Blättern um die Archegonien, sofern diese rings mit den seitlichen Nachbarblättern bis zu beträchtlicher Höhe verbunden sind. Das Perianth der akrogynen Jungermaniaceen ist aber damit seiner Sonderstellung enthoben. Was das Perianth so besonders hervorheben ließ, ist die oft so auffallende Gestalt dieses Organs. Doch darf nicht vergessen werden, daß manchmal das Perianth so uncharakteristisch ausgebildet ist, daß sich die Autoren darum streiten, ob die betreffende Art ein Perianth besitzt oder nicht (vgl. z. B. *Anthelia*).

In diesem Zusammenhang will ich auch betonen, daß das Perianth der akrogynen Jungermaniaceen, wie aus seiner Entstehung hervorgeht, den als Perianthien bezeichneten Gebilden mancher anakrogynen (*Blyttia*, *Mörckia*, *Fossombronina*) nicht homolog ist, noch viel weniger den „Perianthien“ der Marchantiaceen.

Obwohl diese Arbeit sich nur mit den Hüllorganen der akrogynen Jungermaniaceen befassen will, sind doch vielleicht einige Bemerkungen auch über die Hüllen bei den anakrogynen Formen am Platz. Ich stimme ganz mit K. MÜLLER überein (36, I, S. 310), wenn er die Bezeichnung Perianth bei den anakrogynen Formen für unberechtigt, unklar und überflüssig hält und sie deshalb überhaupt fallen läßt. Bei den anakrogynen Jungermaniaceen sind die Hüllen um die Archegonien Thalluswucherungen, die nach GOEBEL (Org. II, S. 845/848) aus der Vereinigung der die Antheridien schützenden Schuppen hervorgegangen gedacht werden können. Es finden sich deshalb auch Übergänge zwischen Schuppen und rings geschlossenen Hüllen (z. B. *Pellia*). Wenn die Archegonien einzeln stehen, so umgeben die Hüllen einzelne Archegonien (*Fossombronina*), wenn sie in Gruppen stehen mehrere. Bei den *Diplomitriaceae* (*Blyttia* und *Mörckia*) wird die Archegongruppe von zwei Hüllen umgeben, von denen die innere häufig als „Perianth“ bezeichnet wird; beide Hüllen sind als aus zwei Kreisen von zusammenhängenden Schuppen gebildet zu denken. Nach GOTTSCHKE Unterschiede in der Bezeichnung nach ihrer Abhängigkeit von der Befruchtung zu machen, würde undurchführbar sein. Näher auf diese Verhältnisse hier einzugehen, mag sich erübrigen; ich verweise auf LEITGEB (26, III, S. 22—26).

Auch bei den Marchantiaceen pflegt man Perichätien und Perianthien zu unterscheiden. Doch ist die GOEBEL'sche Unter-

scheidung von Perianthien gleich Einzelhüllen und Perichätien gleich Gruppenhüllen insofern nicht ganz treffend, als nur bei wenigen, wie *Marchantia*, *Lunularia*, *Preissia*, *Dumortiera* und *Targionia* die Organe, die man als Perichätien zu bezeichnen pflegt, Gruppenhüllen sind; bei den anderen Formen umhüllen die Perichätien nur einzelne Archegonien, weil in diesen Fällen die Archegonien nicht in Gruppen zusammenstehen. Die „Perianthien“, wie sie bei *Marchantia*, *Preissia* und *Fimbriaria* vorhanden sind, sind charakterisiert durch ihre Entstehung aus der Stielzelle des Archegoniums, das vom Perianth umgeben ist. Diese „Perianthien“ sind also Gebilde, die in keiner der anderen Lebermoosgruppen ein Analogon haben und deshalb auch einen besonderen Namen verdienen. Allerdings wird es sich empfehlen, die Bezeichnung „Perianth“ für diese Hüllen der Marchantiaceen fallen zu lassen und einen anderen Ausdruck zu wählen, damit unter einem „Lebermoosperianth“ nicht die verschiedensten Dinge verstanden werden. Wir würden als Perianthien nur die aus rings zusammenhängenden Blättern entstandenen Gebilde der akrogynen Jungermaniaceen bezeichnen, die Thalluswucherungen der Marchantiaceen, anakrogynen Jungermaniaceen und Anthocerotaceen nennen wir einfach „Hüllen“, für die aus der Stielzelle der Marchantiaceen-Archegonien entstandenen Hüllen wäre ein neuer Terminus einzuführen.

Das durch gemeinsames Auswachsen der Segmente entstehende Perianth bildet zunächst einen einschichtigen, ziemlich gleichmäßigen, teller- bis flach schüsselförmigen Wulst, der sich um die Archegonanlagen am Sprossende ausbildet. Doch kann man nicht selten verfolgen, daß die aus dem jüngsten Segment hervorgegangene Seite des Perianths noch niedriger ist als die älteren Perianthteile. Dies habe ich beispielsweise beobachtet bei *Lophozia incisa*, bei *Leptoscyphus* und bei *Plagiochila*. Auch bei *Lophocolea bidentata* waren häufig diese Größenunterschiede nach dem Alter der einzelnen Perianthseiten vorhanden. Doch zeigte sich hier auch ein ungleich rasches Wachstum der einzelnen Segmente, so daß man, wenn man aus der Richtung der Segmentspirale die Reihenfolge der Entstehung der einzelnen Perianthseiten feststellt, findet, daß jüngere Perianthteile oft größer sind als ältere. Da eine plötzliche Änderung in der Reihenfolge der Segmentabgliederung nicht wahrscheinlich ist, kann es sich nur um eine verschieden rasche Entwicklung der einzelnen Teile handeln; eine Beziehung zu Außenfaktoren oder zur Sproßsymmetrie konnte nicht festgestellt werden. Bemerkt sei noch, daß bei *Lophocolea bidentata* stets das Hüllunterblatt die letzte Blattbildung vor dem Perianth war.

Auch bei *Radula complanata* ist an jungen Perianthien häufig eine Fläche des abgeplatteten Perianths niedriger als die andere. Dies hängt hier aber nicht mit dem verschiedenen Alter der Segmente zusammen, da ja die Segmentgrenzen durch die Mitten der Perianthflächen gehen. Vielmehr ist hier je eine Hälfte der beiden Segmente stärker entwickelt als die andere (vgl. die Größenunterschiede zwischen Ober- und Unterlappen). In allen diesen Fällen gleichen sich aber die Größenunterschiede bald aus.

Soweit ich sehe, sind alle Perianthien in ihren jüngsten Stadien im Querschnitt ziemlich gleichmäßig kreisrund. Die nach der Gestalt der Scheitelzelle zu erwartende dreiseitige Gestalt geht durch Abrundung der Segmentflächen schon früh verloren. All die große Mannigfaltigkeit am fertigen Perianth wird erst durch Wachstumsverschiedenheiten im Verlaufe der weiteren Entwicklung erreicht. Dies gilt für die recht verschiedene Querschnittsform, für den Umriß, für die Ausbildung der Perianthmündung und für sonstige Besonderheiten in der Perianthgestaltung, auf die hier näher einzugehen sich erübrigt, da aus jeder Lebermoosflora die Gestaltungsverhältnisse des fertigen Perianths zu entnehmen sind. Eine Zusammenstellung der Haupttypen hat EKSTRAND für die Formen der schwedischen Flora gegeben (6, S. 20—24). Es interessieren uns nur einige Fragen, die von allgemeinerer Bedeutung sind und die häufig nicht richtig dargestellt werden.

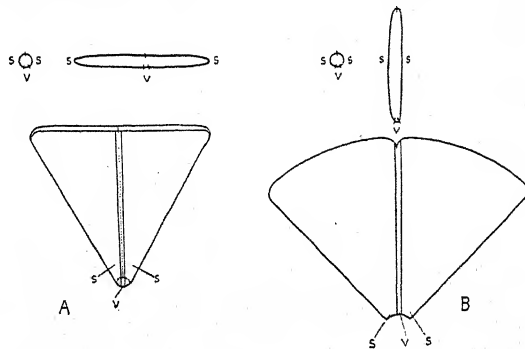
Zunächst die Querschnittsform!

Seit SPRUCE (52) werden nach der Querschnittsform der Perianthien die beiden größten Familien der akrogynen Jungermaniaceen als „*Epigoniantheae*“ und „*Trigonanthaceae*“ unterschieden. Den Typus der *Epigoniantheae* bildet das dreikantige *Lophocolea*-Perianth mit einer dorsalen und zwei seitlichen Kanten, entsprechend der Zusammensetzung aus zwei seitlichen und einer ventralen Fläche. Der Ursprung aus drei Segmenten ist ganz deutlich: jede dieser drei Flächen ist aus einem Segment entstanden. Die Gestalt des Perianths entspricht also der der Scheitelzelle. Dieser Perianthtyp erscheint als der natürlichste und ursprünglichste, und man kann sich von ihm die übrigen Perianthtypen abgeleitet denken: das typische Perianth der *Trigonanthaceae* ist hypogonanth, hat also zwei seitliche und eine ventrale Kante: jeder Anteil der einzelnen Segmente am Perianth hat in der Segmentmitte eine Kante, während die drei Segmente seitlich glatt ineinander übergehen (z. B. *Cephalozia*). Die meisten Gattungen der Familie der *Epigoniantheae* haben aber Perianthien, wo die drei den Segmentgrenzen entsprechenden Kanten fehlen und das Perianth eine andere Form hat. So ist das Perianth von *Haplozia*, *Lophozia* und vielen anderen Gattungen im Querschnitt rund, häufig mit wenigen oder vielen, unregelmäßigen Falten. In diesem Fall sind die einzelnen Segmente in der Perianthform überhaupt nicht mehr ausgedrückt. Auch regelmäßige Zahlen von Falten, Flügeln, Hörnern oder sonstigen Bildungen an den Seiten des Perianths kommen vor, die dann ebenfalls die Zusammensetzung des Perianths aus den einzelnen Segmenten erkennen lassen. So ist die Fünfzahl sehr häufig, wobei eine Falte dem ventralen und je zwei den seitlichen Segmenten entsprechen (vgl. Org. II, S. 850). Eine große Mannigfaltigkeit der Querschnittsform trifft man bei den Jubuleen; doch soll hierauf nicht näher eingegangen werden.

Besonders interessieren uns noch die abgeflachten Perianthien, von denen angegeben zu werden pflegt, sie seien durch „Verwachsung von zwei Blättern“ entstanden (z. B. *Plagiochila*, *Scapania*, *Radula*). Diese Auffassung ist jedoch nicht glücklich und gibt zu Mißver-

ständnissen Anlaß, vor allem auch das Schema, das MÜLLER (36, I, S. 74) über die Teilnahme der Segmente an der Perianthbildung gibt. Auch bei diesen Perianthien sind natürlich drei Segmente zur Perianthbildung verwendet. LEITGEB hat dies z. B. für *Radula complanata* einwandfrei nachgewiesen (25, S. 39). Es ist dies ja auch gar nicht anders denkbar für den, der weiß, daß bei der Perianthbildung nicht nachträglich die Blätter miteinander verwachsen, sondern daß eine „kongenitale Verwachsung“ vorliegt, d. h. daß, wie wir geschildert haben, die Segmente gemeinsam auswachsen. So kann natürlich kein Segment ausgelassen werden, wenn eine rings geschlossene Hülle entstehen soll, und zweischneidige Scheitelzellen kommen bei akrogynen Jungermaniaceen, mit Ausnahme von *Pleurozia* (*Physiotium*), soweit bekannt ist, überhaupt nicht vor. Wenn auch

Fig. 10. Schematische Darstellung meiner Auffassung über die Teilnahme der einzelnen Segmente an der Bildung der abgeplatteten Perianthien von *Radula*, *Scapania* und *Plagiochila*. A *Radula* und *Scapania*, B *Plagiochila*. Für jeden der beiden Typen ist der Querschnitt nahe der Insertion und der an der Perianthmündung dargestellt, wobei die vermutlichen Segmentgrenzen angegeben sind. Die unteren Figuren stellen eine flächige



Darstellung der wahrscheinlichen Ausbildung der perianthbildenden Segmente vor, wobei in A das Perianth zusammenhängend, in B an der Dorsalseite aufgeschnitten gedacht ist. v = ventrale, s = seitliche Segmente.

GOEBEL von den „aus zwei Blättern bestehenden“ Perianthien von *Radula*, *Scapania* und *Plagiochila* spricht, so ist das nicht im entwicklungsgeschichtlichen, die Zahl der an der Perianthbildung beteiligten Segmente ausdrückenden Sinne gemeint, sondern rein morphologisch; es soll dadurch ausgedrückt sein, daß nur die seitlichen Segmente sich bei der Perianthbildung gestaltbeeinflussend beteiligen, während das ventrale Segment nur passiv an der Perianthbildung teilnimmt, ohne auf die Gestaltung des Perianths von wesentlichem Einfluß zu sein. Man kann sich die Beteiligung der einzelnen Segmente ungefähr so vorstellen, wie dies im Schema Fig. 10 ausgedrückt ist. Nur die seitlichen Segmente haben sich nach oben breit flächenhaft entwickelt, während das ventrale Segment als schmales Band nur dazu dient, die Verbindung

zwischen den seitlichen Segmenten herzustellen. Natürlich läßt sich diese Zusammensetzung des Perianths nur vermuten, da am Perianth die Segmentgrenzen nicht mehr erkennbar sind (über die Bedeutung der Einschnitte am Perianthrand vgl. weiter unten). Für diese Vermutung spricht aber auch die Tatsache, daß bei *Radula*, *Scapania* und *Plagiochila* das ventrale Segment in der vegetativen Region überhaupt nicht oder nur zu unbedeutenden Emergenzen auswächst, und daß auch in der Region der weiblichen Hüllblätter keine (*Radula*) oder doch nur ganz geringe (*Plagiochila*) Auswüchse des ventralen Segmentes vorkommen¹⁾. Es ist darum wahrscheinlich, daß auch im Perianth dieses Segment keine bedeutende Zellfläche bildet, sondern von der Insertion aus im wesentlichen eben nur in die Länge wächst, wie dies zur Bildung einer geschlossenen Hülle notwendig ist.

Auch bei Formen, deren Unterblätter bedeutend entwickelt sind, kommen abgeplattete Perianthien vor; doch ist dann, soweit ich die Beispiele überblicke, der Anteil des ventralen Segmentes immer noch wenigstens durch schwache Falten oder Kiele betont. So bei *Madotheca* und verschiedenen Jubuleen. Umgekehrt haben viele Formen, deren ventrales Segment auch in der Hüllblattregion keine Unterblätter bildet, keine abgeplatteten Perianthien, sondern Perianthien, deren Querschnitt mehr oder weniger rund ist. Als Beispiel sei nur die Gattung *Diplophyllum* genannt, die *Scapania* sehr nahesteht und überhaupt nur künstlich von ihr zu trennen ist, sowie der Subgenus *Plicaticalyx* K. MÜLLER von *Scapania* (nach K. MÜLLER, 36, II, S. 353). *Diplophyllum* und *Scapania* subgen. *Plicaticalyx* haben ein eiförmiges, nicht oder kaum zusammengedrücktes Perianth, Hüllunterblätter fehlen aber ebenso wie bei den übrigen Scapanioideae. Dasselbe ließe sich für andere Gattungen mit rundem Perianthquerschnitt ausführen, so für *Haplozia*. Auch hier wird man annehmen müssen, daß das ventrale Segment sich nicht flächig entwickelt, sondern schmal auswächst. Schließlich sei angeführt, daß (nach MÜLLER) *Pleurozia* ein dreifaltiges Perianth hat, obwohl die Scheitelzelle zweischneidig ist. Allerdings wäre denkbar, daß an den weiblichen Sprossen von *Pleurozia* die Scheitelzelle bei der Perianthbildung dreischneidig wird, doch ist dies unwahrscheinlich; jedenfalls sind die Hüllblätter nur paarig.

So wichtig das Perianth auch für die Bestimmung der Gattungen ist, so wird man sich doch vor einer Überschätzung des Wertes

¹⁾ Bei *Scapania curta* sollen nach MÜLLER (36, II, S. 375) als morphologische Abnormität gelegentlich Hüllunterblätter vorkommen.

des Perianthquerschnittes für eine systematische Gruppierung hüten müssen. Die SPRUCE'schen Familien der Epigoniantheae und der Trigonantheae werden auch immer mehr als unnatürliche Gruppierungen erkannt, abgesehen davon, daß ja die Perianthform auch innerhalb dieser Familien, vor allem bei den Epigoniantheae, sehr wechselt. Wie sehr die Perianthform bei sich sonst sehr nahestehenden Formen verschieden sein kann, zeigt das oben angeführte Beispiel von *Diplophyllum* und *Scapania*. Ich habe schon darauf hingewiesen, daß die Anlage der Perianthien überall gleichmäßig rund ist. Erst beim weiteren Wachstum bekommt das Perianth seine charakteristische Querschnittsform, sei diese nun rund, dreikantig oder abgeplattet (siehe z. B. Fig. 63 u. 65). Aber an seiner Insertion bleibt jedes Perianth, entsprechend der Gestalt des Stämmchens, im Querschnitt rund. Eine Mannigfaltigkeit der Insertion, wie sie für die Blätter charakteristisch ist, herrscht für das Perianth nicht. Daraus geht wohl am klarsten hervor, daß aus der Perianthform nicht ohne weiteres auf die Beteiligung der einzelnen Segmente geschlossen werden kann, und daß die später entstehenden Querschnittsformen mehr von der Gesamtsymmetrie der Pflanze als von der Beteiligung der einzelnen Segmente abhängen ¹⁾.

Wir gehen wieder zurück auf die wulstförmige Anlage des Perianths und verfolgen einige weitere Wachstumseigentümlichkeiten. Seite 4 habe ich schon auf das verhältnismäßig selbständige Auswachsen der perianthbildenden Segmente bei *Lophocolea* und *Chiloscyphus* hingewiesen und dies damit in Zusammenhang gebracht, daß

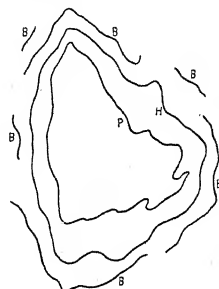


Fig. 11. *Chiloscyphus aselliformis*. Querschnitt durch ein Perianth (die quer getroffenen Blattorgane sind nur durch eine einfache Linie dargestellt). Die Perianthform ist hypogonanth-dreikantig. P = Perianth, H = Hülle, die durch gemeinsames Auswachsen der Hüllblätter gebildet wurde, B = Blätter.

¹⁾ Bei *Lophocolea* und *Chiloscyphus* scheint die dreikantige Form am frühesten erkennbar zu sein, was hier deutlich mit dem verhältnismäßig selbständigen Auswachsen der drei Blattlappen zusammenhängt, auf das früher hingewiesen wurde. Je mehr sich aber an der Basis durch interkalares Wachstum eine geschlossene Röhre bildet, desto mehr wird unten der Querschnitt wieder rund. Bei den europäischen *Chiloscyphus*-Arten (untersucht wurde *Chiloscyphus pallescens*) wird das ganze Perianth rund glockenförmig, indem auch oben die ursprünglich dreikantige Form mehr oder weniger vollständig verloren geht. Ja, bei *Chiloscyphus aselliformis* (vgl. Fig. 11) habe ich sogar beobachtet, daß die ausgewachsenen Perianthien häufig deutlich hypogonanth dreikantig geworden sind, mit einer ventralen und zwei seitlichen Kanten.

sterile, vom Scheitel relativ weit entfernte Segmente zur Perianthbildung verwendet werden. Es wird hier also zunächst nur ein ganz niedriger gleichmäßiger Wulst angelegt, an dem aber bald die mittleren Partien der einzelnen Segmente stärker auswachsen und blattartige Lappen bilden, die nur an der Basis mit dem Nachbarsegment seitlich verbunden sind. Die Perianthmündung hat hier also schon in einem sehr jungen Stadium drei den Segmentgrenzen entsprechende Einschnitte (vgl. Fig. 1). Beim weiteren Wachstum werden zunächst die drei Lappen des Perianths vergrößert, während erst später durch Wachstum an der Basis der gemeinsame untere Teil röhrenförmig heranwächst. Auch bei anderen Formen wachsen schon früh einzelne Teile des Perianths stärker in die Länge, während dazwischen durch Wachstumshemmung Einschnitte an der Perianthmündung entstehen.

Diese Einschnitte entsprechen nun aber keineswegs immer den Segmentgrenzen. So sind die Perianthien von *Radula* und *Madotheca* deutlich zweilippig, die Einschnitte liegen aber in der Mitte der seitlichen Segmente, entsprechen also der Grenze zwischen Ober- und Unterlappen der Blätter. Auch bei *Scapania* liegen die Verhältnisse so. Bei *Plagiochila* sind dagegen Einschnitte an der dorsalen und ventralen Seite. Diese Einschnitte hängen hier zweifelsohne zusammen mit der Abplattung der Perianthien; sie fallen zusammen mit den Perianthkanten. Bei *Plagiochila* dürfte der dorsale Einschnitt der Grenze zwischen den seitlichen Segmenten entsprechen, der ventrale aber der Mitte des ventralen Segmentes, so daß die beiden Hälften des ventralen Segmentes allmählich in die aus den seitlichen Segmenten gebildeten Perianthanteile ohne deutliche Grenze übergehen (vgl. Fig. 10 B).

Das junge Perianth besteht zunächst überall aus teilungsfähigen Zellen. Häufig wachsen einzelne Zellen an der Perianthmündung zu Fortsätzen aus und bilden mehrzellige Zähne, Spitzen oder Lacinien. Unten werde ich diese Fälle im einzelnen behandeln. Oft sind schon früh am Perianthrand Papillen aufgetreten, wie sie ja auch an jungen Blättern am Vegetationspunkt vegetativer Sprosse vieler Arten auftreten. Die oben glockenförmig offenen Perianthien, wie vor allem die von *Chiloscyphus*, aber auch von *Lophocolea* und anderen wachsen noch lange auch am Rande weiter, was zu einer immer reicheren Gliederung der Perianthlappen führt. Bei den meisten Perianthien verringert sich aber die Zellvermehrung bald im größten Teil des Perianths, und es bleibt nur noch eine schmale interkalare Wachstumszone an der Basis, die die fertig entwickelten oder sich nur noch streckenden oberen Teile des Perianths durch ihr Wachstum hoch trägt. Durch mannigfaltige Variationen im Wachstum, durch früheres oder späteres, durch allmähliches oder plötzliches Aufhören des Wachstums entstehen die verschiedenen Perianthformen. Wenn auch das Breitenwachstum am Perianthrand schon früh sistiert wird, solange die Mündung

noch eng ist, so hat das fertige Perianth eine enge, zusammengezogene Mündung. Wenn diese Sistierung des Wachstums plötzlich erfolgt, während die anschließende Zone stark in die Breite wächst, so ist die Mündung geschnäbelt (Jubuleen, *Haplozia lanceolata*). Faltenbildung entsteht durch ungleichmäßiges Breitenwachstum. Die verschiedenen Perianthformen der Lejeuneen kommen ebenfalls durch ungleichförmiges Wachstum zustande, auf das im einzelnen nicht eingegangen werden kann. Die fünf eigentümlichen Hörner bei *Drepanolejeunea quinquerradiata* GOEBEL (vgl. 13, S. 23) entstehen z. B. durch starke Zellvermehrung an fünf Stellen der Perianthfläche (Fig. 91, vgl. auch S. 55). Kiel- und Leistenbildungen treten an einer Reihe von Perianthien auf, so bei vielen Jubuleen, in geringerem Grade auch bei *Lophocolea bidentata* u. a. an den Segmentgrenzen. Sie entstehen durch Zellteilungen parallel der Perianthfläche längs einer Linie, bei *Lophocolea* längs der Perianthkante. Durch verschiedenes Auswachsen entstehen häufig auch Dornen an den Kanten.

Nur in den jüngsten Stadien setzt sich das einschichtige Perianth mit scharf bestimmter Insertion vom Stämmchen ab. Bald aber wird in den meisten Fällen diese scharfe Grenze zwischen Stämmchen und Perianth verwischt, indem eine breitere oder schmalere Übergangszone gebildet wird. Diese Erscheinung hängt offenbar zusammen mit dem später näher zu behandelnden vermehrten Wachstum der Sproßspitze. Die Zellteilungen des Stämmchens gehen über in die interkalare Wachstumszone des Perianths an dessen Basis und führen zu einer wulstförmigen Erhöhung des Stämmchens an der Insertion des Perianths. Diese ringförmige Erhöhung des Stämmchens kann sehr verschieden ausgeprägt sein. Bei manchen Perianthien ist davon überhaupt nichts zu bemerken, bei anderen findet eine bedeutende Erhöhung der Insertion statt. Wir werden später bei der Besprechung der verschiedenen Wachstumstypen des Stämmchens nach der Befruchtung sehen, wie dieses ringförmige Auswachsen des Stämmchens bei anderen Formen zur Bildung größerer Hüllen führen kann. Außer dieser Erhöhung des Stämmchens kommen aber auch perikline Teilungen in den unteren Teilen der Perianthien vor, die eine Zwei- oder Mehrschichtigkeit des Perianths bedingen, die oft die Hälfte der Höhe des Perianths betreffen kann. Eine deutliche Grenze zwischen eigentlichem Perianth und Stämmchen ist dann nicht mehr zu erkennen (vgl. z. B. Fig. 97 u. Fig. 112). Deutlich sind diese Verhältnisse auch bei *Madotheca platyphylla* (Fig. 102).

Bei Laubblättern ist dieses Verhalten seltener. Dort setzt sich meistens die einschichtige Blattfläche scharf vom Stämmchen ab. Übergänge finden sich aber auch hier. So sind z. B. die Blätter von *Anthelia Juratzkana* an ihrer Basis vielschichtig und gehen allmählich in das Stämmchen über (Fig. 103). Auch hier dürfte es

sich sowohl um perikline Teilungen als um ein Auswachsen der Stämmchenoberfläche handeln. Dagegen sind z. B. die vegetativen Blätter von *Lophozia quinquedentata* bis zur Basis einschichtig und scharf vom Stämmchen abgesetzt, während schon bei den weiblichen Hüllblättern eine mehrschichtige Basis, ein Übergang vom Stämmchen ins Blatt, vorhanden ist; am Perianth wird dieser Übergang noch ausgeprägter. Die Beziehung zur allgemeinen Wachstumssteigerung an der Spitze der archegontragenden Sprosse ist unverkennbar. Bei *Alicularia compressa* läßt sich dasselbe Verhalten beobachten. Fig. 12 zeigt die Basis eines Blattes, das unweit der Spitze eines fertilen Sprosses inseriert war.



Fig. 12. *Alicularia compressa* f. *obscura*. Basis eines Blattes, das unterhalb eines Marsupiums am Stämmchen ansitzt (B aus Fig. 142).

Diese Verhältnisse leiten über zu der später zu besprechenden Erscheinung der Marsupienbildung.

2. Kapitel: Die Perianthien und Hüllblätter zur Zeit der Befruchtung.

Die Betrachtung des Perianths ist in der bisherigen Forschung hauptsächlich von zwei Gesichtspunkten aus erfolgt. Vor allem durch LEITGEB wurde die oben geschilderte Entstehung und früheste Entwicklung des Perianths untersucht, während besonders für die systematische Hepatikologie das fertige Perianth, das den Sporophyten umgibt, von Bedeutung war. Die Systematiker haben deshalb die Verschiedenheiten in der Gestalt des fertigen Perianths oft beschrieben. Durch die Betrachtung des fertigen Perianths wurde die Aufmerksamkeit auf die Beziehung dieses Organs zum Sporophyten gelenkt, und allgemein sah man die Aufgabe des Perianths wie auch der Hüllblätter in einem Schutz des jungen Sporophyten. So gut wie unbeachtet blieben aber die jüngeren Entwicklungsstadien der Perianthien und der Hüllblätter, solange sie noch nicht so weit entwickelt sind, daß sie durch ihre Gestalt besonders in die Augen fallen. In diesen früheren Entwicklungsstadien umgeben diese Organe aber die Archegonien. Man wußte deshalb seither sehr wenig darüber, ob das Perianth und die Hüllblätter auch zu den Archegonien eine funktionelle Beziehung haben und welcher Art diese ist. Einzelne Angaben über die Perianthentwicklung zur Zeit der Archegonreife finden sich bei HOFMEISTER (19, S. 36—38), der schon die verschieden rasche Ent-

wicklung dieses Organs bei *Radula* und bei *Cephalozia* feststellte. Auch GOEBEL (Org. II, S. 853) hat auf einige Unterschiede in der Entwicklung des Perianths zur Zeit der Befruchtung bei verschiedenen Formen hingewiesen und vermutet in den Lacinien, die die Mündung des Perianthrandes besetzen, Organe, die die Aufgabe haben, das spermatozoidhaltige Wasser zu den Archegonien zu leiten und dort kapillar festzuhalten. Im selben Sinne deutet er auch die in lange Spitzen ausgezogenen Hüllblätter bei manchen *Frullania*-Arten (Org. II, S. 731). Tatsächlich ist ja auch gerade für das Stadium der Befruchtung der Archegonien eine Beziehung der Hüllorgane zu den Archegonien zu erwarten. In diesem Stadium muß, damit eine Befruchtung erfolgen kann, Wasser von außen zu den Archegonien gelangen können. Es ist deshalb z. B. klar, daß ein oben eng geschlossenes Perianth nicht schon eine Größe erreicht haben kann, die bewirkt, daß die Archegonien nach außen so abgeschlossen werden, daß ein Eindringen von Wasser unmöglich ist. Andererseits fragt es sich, inwieweit sich besondere Ausbildungen der Hüllorgane finden, die eine Übertragung der Spermatozoiden erleichtern.

An einer größeren Anzahl von Formen aus den verschiedensten Gruppen der akrogynen Jungermaniaceen habe ich jüngere Entwicklungsstadien der Perianthien und der Hüllblätter untersucht und dabei, aus den erwähnten Gründen, besonders auf das Entwicklungsstadium geachtet, in dem die Befruchtung der Archegonien stattfindet. Es galt besonders, die Beziehungen zwischen Gestalt und Funktion der Perianthien und Hüllblätter an befruchtungsfähigen Archegonien zu verfolgen, insbesondere zu untersuchen, ob den Perianthien und Hüllblättern eine besondere Bedeutung für die Sicherung der Befruchtung zukommt. Außerdem sollen aber auch an einzelnen Beispielen einige Wachstumseigentümlichkeiten der Hüllorgane gezeigt werden, auf die teilweise im vorigen Kapitel allgemein hingewiesen wurde. Schließlich werden wir versuchen, allgemeine Gesetzmäßigkeiten der Blattbildung an den weiblichen Sprossen festzustellen.

Die Untersuchung hat gezeigt, daß sich die Perianthien der akrogynen Jungermaniaceen hinsichtlich ihres Entwicklungszustandes bei der Befruchtung der Archegonien sehr verschieden verhalten. Eine Reihe von Formen hat Perianthien, deren Mündung zur Zeit der Befruchtung der Archegonien mit langen Lacinien besetzt ist und die also als „Wasserfangapparate“ (GOEBEL, Org. II, S. 854) von Bedeutung sein können (*Pleurozia*, *Mastigophora*, *Blepharostoma*,

Chiloscyphus-Arten). Das andere Extrem stellen Perianthien dar, die bei der Befruchtung der Archegonien noch ganz klein sind und nur einen niedrigen Ringwall um die Archegongruppen bilden; hier können also die Perianthien für die Befruchtung sicher keine Bedeutung haben (*Frullania*, *Lejeunea*, *Radula* und viele andere). Dazwischen gibt es eine große Anzahl von Übergängen, die uns besonders deutlich zeigen, daß es sich nicht um gezüchtete Anpassungserscheinungen handeln kann, sondern um Modifikationen von gewissen Gestaltungsmöglichkeiten, die in inneren Bedingungen ihre Ursachen haben. Auch in der Ausbildung der Hüllblätter herrscht bei den einzelnen Formen die größte Verschiedenheit. Es sollen zunächst für die verschiedenen untersuchten Formen die gestaltlichen Tatsachen berichtet werden, wobei ich nur kurz auf die Möglichkeit der Bedeutung der verschiedenen Ausbildungsformen hinweise. Zahlreiche Figuren über die Gestaltung der Hüllorgane zur Zeit der Befruchtung sollen langatmige Beschreibungen ersetzen. Anschließend soll die ganze Frage der biologischen Bedeutung der Perianth- und Hüllblattbildung zusammenfassend kritisch beleuchtet werden (3. Kapitel).

Die Anordnung der einzelnen Gattungen ist im folgenden ziemlich willkürlich: Zunächst werden die Formen behandelt, bei denen die Archegonien am Ende von Haupt- oder verlängerten Nebensprossen stehen, dann die, bei denen besondere weibliche Geschlechtsäste ausgebildet sind. Im allgemeinen behandle ich zuerst die Formen, deren Perianthien am ehesten eine Beziehung zur Befruchtung vermuten lassen, zur Zeit der Befruchtung also schon bedeutend entwickelt sind. Im übrigen wurden nach Möglichkeit die systematisch zusammengehörenden Formen zusammen behandelt.

Blepharostoma trichophyllum (Fig. 13 u. 14).

Bei *Blepharostoma* stehen an der Perianthmündung rings um die geöffneten Archegonien lange Lacinien, die aus einfachen, durch wiederholte Teilungen einzelner Zellen am Perianthrand entstandene Zellreihen gebildet sind. Das Perianth ist so weit entwickelt, daß die Lacinien die Mündung der auffallend kurzen und plumpen Archegonien umgeben. Dazu kommt hier, daß die auf das Perianth folgenden Hüllblätter ebenfalls stark geteilt sind und, wie ja auch die Laubblätter der Pflanze, fast nur aus Zellreihen bestehen, die aus einer schmalen Fläche an der Blattbasis entspringen. Durch diese Ausbildung von Perianth und Hüllblättern wird ein lockerer Schwamm um die Archegonien gebildet, der imstande ist, rasch

Wasser in sich aufzunehmen und lange festzuhalten. Die Gliederung der Hüllblätter ist noch reicher als die der Laubblätter, obwohl in dieser Erhöhung der Gliederung kaum ein Vorteil für die Pflanze liegen kann. Auch die Notwendigkeit der Lacinien am Perianthrand ist, bei der starken Gliederung der Blätter, die einen viel wirksameren Kapillarapparat um die Archegonien bilden, durchaus nicht einleuchtend. Dieses Beispiel zeigt uns schon, daß die Bildung der Lacinien am Perianth durchaus keine Notwendigkeit für die Pflanze

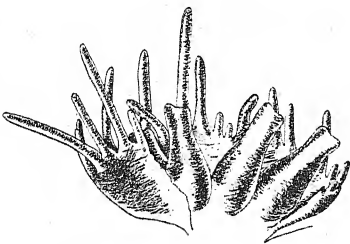


Fig. 13.

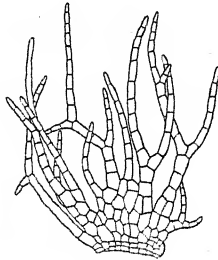


Fig. 14 a

b

Fig. 13. *Blepharostoma trichophyllum*. Perianth (vorn ein Stück weggeschnitten) mit befruchtungsfähigen Archegonien.

Fig. 14. *Blepharostoma trichophyllum*. Weibliches Hüllblatt (a) und Laubblatt (b). Die Hüllblätter sind größer und reicher gegliedert.

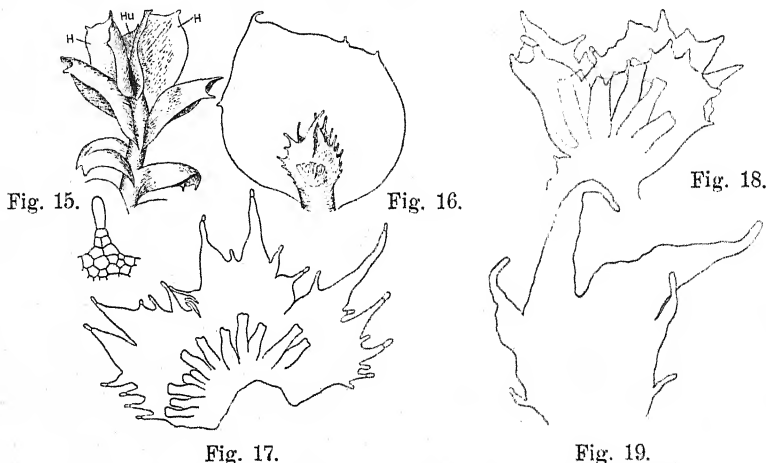
sein muß, daß sie hier vielmehr auftritt, obwohl die Blätter die hypothetische Funktion der Perianth-Lacinien illusorisch machen. — Daß übrigens Formen mit reich gegliederten Blättern nicht notwendig auch ein reich gegliedertes Perianth haben müssen, zeigt das später zu behandelnde Beispiel von *Ptilidium pulcherrimum* (S. 38, Fig. 47).

Lophocolea (Fig. 15—19).

Etwas eingehendere Untersuchungen wurden der Entwicklung und Gestaltung der Hüllblätter und Perianthien dieser Gattung gewidmet, weil die Verhältnisse hier in mehrfacher Hinsicht besonders interessant erscheinen.

Auf Perianthien, deren Archegonien noch nicht geöffnet sind, folgen Hüllblätter, die, wie die darauffolgenden nächstälteren Blätter, ihre volle Entwicklung noch nicht erreicht haben: die Blätter werden gegen das Perianth zu kleiner, die inneren sind von den äußeren umhüllt, ähnlich wie an einer vegetativen Sproßspitze. Erst wenn die Archegonien befruchtungsfähig werden, wachsen die das Perianth einhüllenden Blätter rascher heran und breiten sich aus. Zur Zeit der Befruchtung sind dann die jüngsten Hüllblätter schon bedeutend

entwickelt. Da auch das Hüllunterblatt sich stark entwickelt hat und so groß wird wie die seitlichen Hüllblätter, so steht nun das Perianth am Grunde der nach oben trichterförmig auseinanderweichenden Hüllblätter. Solange die Hüllblätter noch zusammengelegt sind, wird die Luft zwischen den Blättern festgehalten und Wasser kann nur schwer eindringen. Die Archegonien sind aber durch mehrere Blattlagen und die dazwischen festgehaltene Luft vorteilhaft gegen Einwirkungen der Umwelt geschützt. Daß die Luft tatsächlich eine Zeitlang festgehalten wird und die Wasserzufuhr zu den Archegonien erschwert, konnte ich experimentell dadurch nachweisen, daß ich gefärbtes Wasser eindringen ließ. Frei-



- Fig. 15. *Lophocolea bidentata*. Spitze eines archegontragenden Stämmchens. H = Hüllblätter, Hu = Hüllunterblatt. Das Perianth ist von den Hüllblättern verdeckt.
- Fig. 16. *Lophocolea bidentata*. Hüllblatt und Perianth mit befruchtungsfähigen Archegonien (durch das Perianth durchschimmernd).
- Fig. 17. *Lophocolea bidentata*. Aufgeschnittenes und ausgebreitetes Perianth mit befruchtungsfähigen Archegonien. An der Spitze der Perianthlappen stehen Papillen. Daneben einzelne Papille in stärkerer Vergrößerung.
- Fig. 18. *Lophocolea heterophylla*. Perianth mit durchscheinenden befruchtungsfähigen Archegonien. An seinem Rand stehen einzelne Papillen.
- Fig. 19. *Lophocolea heterophylla*. Weibliches Hüllblatt um das in Fig. 18 dargestellte Perianth (das Hüllunterblatt ist ähnlich ausgebildet).

lich beweisen viele Formen, deren Hüllblätter bei der Befruchtung noch klein sind und eng zusammenliegen — und das ist die Mehrzahl —, daß die Befruchtung auch so möglich ist (z. B. *Scapania*, *Leptoscyphus* und viele andere). Nur während der Zeit der Befruchtung müssen die Archegonien dem spermatozoidhaltigen Wasser zugänglich sein. In diesem Stadium liegen aber bei *Lophocolea*

bidentata die Archegonien durch das geschilderte Wachstum der Hüllblätter viel freier. Das Wasser wird sich am besten am Grunde des von den Hüllblättern gebildeten Trichters sammeln und dort beim Verdunsten am längsten festgehalten werden. Besonders entwickelte Lacinien sind an den Perianthrändern nicht ausgebildet. Dagegen ist der Perianthrand durch größere und kleinere Spitzen und Zähne reicher gegliedert als die Blätter. Vielleicht dienen diese Zähne bis zu einem gewissen Grad zur Erhöhung der Kapillarität.

Seite 19 wurde bereits auf die Leistenbildungen an den Segmentgrenzen der Perianthien von *Lophocolea bidentata* aufmerksam gemacht. Sie tragen dornenförmige Auswüchse, die von der Basis des Perianths gegen die Mündung an Größe zunehmen, entsprechend dem von einer basalen Zone ausgehenden interkalaren Wachstum. Eine Bedeutung dieser Leisten ist nicht verständlich.

Befruchtungsfähige Archegonien sind bei *Lophocolea bidentata* umgeben von Perianthien von der zwei- bis dreifachen Archegonienhöhe. Gewöhnlich findet sich die größte Zahl befruchtungsfähiger Archegonien in Perianthien, deren freie Lappen die Archegonien ein Stück überragen, wo die zusammenhängende Röhre die Höhe der Archegonien aber noch nicht erreicht hat. Da eine größere Zahl von Archegonien nacheinander gebildet wird, so ist die Periode, in der befruchtungsfähige Archegonien vorhanden sind, natürlich über eine längere Reihe von Entwicklungsstufen des Perianths ausgedehnt. Wenn der zusammenhängende Teil des Perianths wesentlich höher würde als die Archegonien, so wäre die Befruchtung sehr erschwert, da das Wasser nur langsam in den unteren Teil des Perianths eindringt.

Die Blattverhältnisse an den fertilen Sprossen sind ebenfalls interessant und zeigen allgemeine Gesetzmäßigkeiten. Betrachten wir einen fertilen Sproß mit befruchtungsfähigen Archegonien, die vom Perianth umgeben sind. Auf das Perianth folgen drei Hüllblätter, die schon eine bedeutende Größe erreicht haben. Das Hüllunterblatt ist von den seitlichen Hüllblättern nicht wesentlich verschieden. Die Hüllblätter haben zwei Spitzen, nicht selten auch noch eine dritte; besonders am Hüllunterblatt ist diese reichere Gliederung manchmal zu beobachten. Die Blattflächen sind größer als die der Laubblätter und am Rande etwas gewellt. Entfernen wir uns nun weiter von der Spitze, so werden die Seitenblätter allmählich kleiner und nähern sich in Größe und Gestalt mehr und mehr den Laubblättern. Bei den Unterblättern geht das Kleiner-

werden rascher vor sich: das auf das Hüllunterblatt folgende Unterblatt hat nur noch ungefähr ein Drittel der Größe des Hüllunterblattes. Gleichzeitig werden die Unterblätter reicher geteilt, was wohl damit zusammenhängt, daß die Spitzen weniger rückgebildet werden als die Blattfläche. Bei allen Blättern in der Nähe der Perianthien ist eine flächigere Ausbildung zu beobachten.

Die jungen Perianthien von *Lophocolea*, wie auch die Perianthien und Hüllblätter vieler anderer Formen, tragen zahlreiche Papillen. Schleimabscheidung scheint nicht in Betracht zu kommen, wenigstens habe ich bei meinen zahlreichen Untersuchungen nie eine solche beobachtet, weder bei Beobachtung in Alkohol, noch durch schleimfärbende Stoffe. Die Membranen dieser Papillen erscheinen stark geschwollen. Denkbar ist, daß von diesen Papillen Wasser ausgeschieden wird, doch glaube ich nicht, daß eine solche Wasserausscheidung bei *Lophocolea* oder den anderen akrogynen Jungermaniaceen eine biologische Bedeutung hat¹⁾. Bei *Lophocolea bidentata* konnte ich auch an jungen Laubblättern solche Papillen nachweisen; bei anderen Formen, die in der Nähe der Archegonien ebenfalls Papillen an den Blättern trugen, besaßen die Laubblätter in entsprechend jungen Stadien keine Papillen (*Gymnomitrium*). Auch an den Spitzen längs der Kiele am Perianth von *Lophocolea bidentata* finden sich solche Papillen.

Diese Untersuchungen galten besonders für *L. bidentata*, von der ich Material aus den Kulturhäusern des Botanischen Gartens untersuchte. Für *L. heterophylla* (nach in der Nähe von München gesammeltem Material) gilt Ähnliches. Jedoch ist das Perianth an befruchtungsfähigen Archegonien nicht so reich gegliedert wie bei *Lophocolea bidentata*. Da das Randwachstum bei *Lophocolea* verhältnismäßig lange beibehalten wird (vgl. S. 18), ist der Rand des weiterentwickelten Perianths wesentlich reicher gegliedert als der Perianthrand an den befruchtungsfähigen Archegonien. Für *Chiloscyphus pallescens* wird auf dieselbe Erscheinung hinzuweisen sein (S. 44). Der Perianthrand liegt in Höhe der geöffneten Archegonien; da er aber keine stärker ausgebildete Gliederung zeigt, können ihm keine besonderen kapillaren Fähigkeiten zukommen. Auch hier sitzen Papillen am Rand, die schon sehr frühzeitig angelegt sind (Fig. 18). Auch an den Spitzen der Hüllblätter finden sich solche Papillen.

¹⁾ Bei der Marchantiacee *Corsinia* hat LEITGER eine solche Wasserausscheidung festgestellt (28, S. 337—340). Vgl. auch KIENITZ-GERLOFF: Über die Bedeutung der Paraphysen (24).

Scapania aequiloba (Fig. 20—22).

Diese Form zeigt einen Übergangstyp in der Perianthentwicklung. Solange die Archegonien noch geschlossen sind oder wenn die ältesten sich eben öffnen, ist das Perianth noch sehr klein und nur als flache Schüssel ausgebildet. Der Rand ist noch ohne Auswüchse, nur durch einzelne vorspringende Zellen schwach gekerbt. Nun wächst das Perianth aber sehr rasch heran. Schon bald hat es die Höhe der geöffneten Archegonien erreicht, während viele Archegonien noch

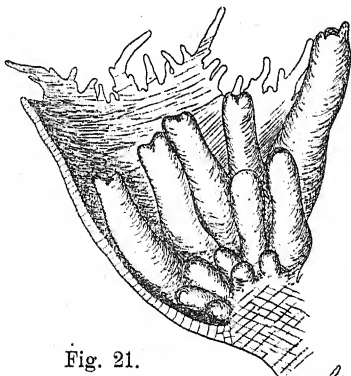


Fig. 21.

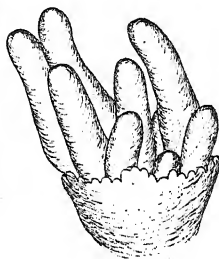


Fig. 20.

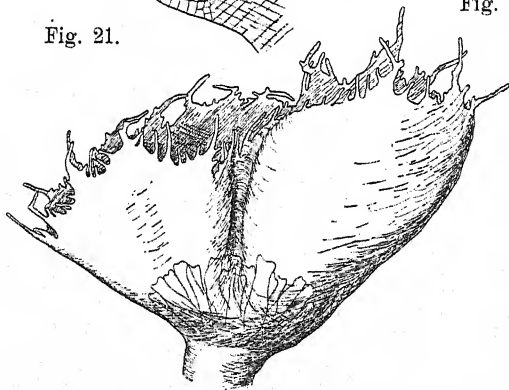


Fig. 22.

Fig. 20. *Scapania aequiloba*. Perianth mit noch ungeöffneten, aber fast reifen Archegonien. Der Perianthrand ist nur gekerbt.

Fig. 21. *Scapania aequiloba*. Stück eines Perianths mit teilweise geöffneten und befruchtungsfähigen Archegonien. Vorn einige junge Archegonanlagen. Der Perianthrand ist durch Zähne gegliedert.

Fig. 22. *Scapania aequiloba*. Perianth mit durchscheinenden befruchtungsfähigen Archegonien, älteres Stadium. Das Perianth hat die Archegonien schon überwachsen.

unentwickelt sind. Jetzt ist auch der Perianthrand zu zahlreichen Fortsätzen ausgewachsen. Das Perianth entwickelt sich rasch weiter, und wenn sämtliche Archegonien befruchtungsfähig sind, überragt es die Archegonien schon bedeutend. Jetzt ist es auch schon stark

abgeplattet. Da die Mündung sehr weit ist, kann aber immer noch Wasser zu den Archegonien treten. Während bisher das Wachstum ziemlich gleichmäßig auf die verschiedenen Regionen des Perianths verteilt war, tritt nun das Randwachstum zurück. Die Zellwände an der Perianthmündung verdicken sich, und die Zähne des Randes haben ihre fertige Größe erreicht. Das Wachstum geschieht jetzt vorzugsweise interkalar an der Basis.

Zwischen den zahlreichen Archegonien finden sich einige kleine Paraphysen. Die Hüllblätter sind von den Laubblättern kaum verschieden; in fertigem Zustand sind sie nur wenig größer und wenig deutlicher gezähnt als die Laubblätter. Unterblätter fehlen auch in der Hüllblattregion. Die Hüllblätter haben zur Zeit der Befruchtung ihre volle Größe noch nicht erreicht, die Blätter werden gegen das Perianth zu kleiner und sind dem Perianth eng angelegt. Besondere Einrichtungen, denen eine Bedeutung zur Sicherung der Befruchtung zugesprochen werden könnte, konnte ich, abgesehen von den Zähnen am Perianthrand nicht feststellen. Das Wasser kann nur zwischen den Hüllblättern, besonders zwischen Ober- und Unterlappen, kapillar festgehalten werden. Obwohl wir also hier keine besonderen Einrichtungen sehen, für die eine Bedeutung zur Sicherung der Befruchtung ersichtlich wäre — die übrigen Scapanien dürften sich ähnlich verhalten — fruktifiziert doch diese Art häufig, ein Beweis, daß es auch so geht.

Plagiochila asplenoides (Fig. 23 u. 24).

Bei *Plagiochila* liegen die Verhältnisse ähnlich wie bei *Scapania*. Auch hier können nur die Hüllblätter, die das Perianth umgeben, das Wasser kapillar festhalten. Das Perianth ist, wenn die ersten Archegonien reifen, noch klein, wächst aber dann rasch heran und ist schließlich, wenn sämtliche Archegonien geöffnet sind, etwas höher als diese. Der Perianthrand hat keine Lacinien; nur einzelne wenig vorstehende Zellreihen machen den Rand ungleichförmig. Aber irgendwelche Kapillarbedeutung kann diesen geringen Vorsprüngen nicht beigemessen werden. Häufig findet man auch Perianthien, die schon um ein Vielfaches höher sind als die Archegonien, die immer noch wenigstens teilweise befruchtungsfähig sein dürften. In diesen Fällen hat aber die Befruchtung offenbar nicht rechtzeitig stattgefunden. Jetzt ist die Befruchtung sehr erschwert oder unmöglich geworden, weil der Wasserzutritt zu den Archegonien durch das Perianth behindert ist. Das Perianth konnte sich noch weiter entwickeln, weil, wie an anderer Stelle näher auszuführen sein wird,

die Entwicklung der *Plagiochila*-Perianthien nicht an einen Befruchtungsreiz gebunden ist.

Die ventralen Segmente wachsen bei *Plagiochila* auch in der Hüllblattregion nicht zu flächigen Amhigastrien aus, sondern nur zu einzellreihigen büscheligen Haaren. Solche kommen auch an der vegetativen Sproßspitze vor, allerdings in geringerer Ausbildung.

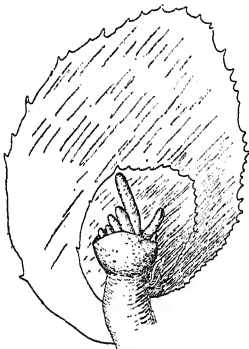


Fig. 23.

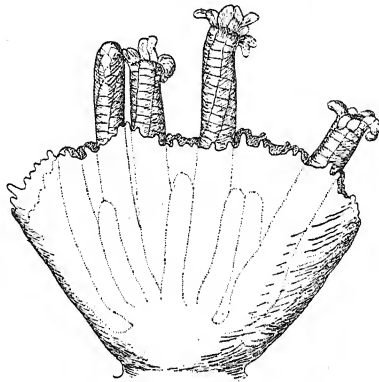


Fig. 24.

Fig. 23. *Plagiochila asplenioides*. Spitze eines archegontragenden Stämmchens von der Seite. Die vorderen Hüllblätter sind wegpräpariert, zwei hinter den Archegonien stehende Hüllblätter wurden am Stämmchen belassen. Die noch ungeöffneten, aber fast reifen Archegonien erheben sich über die Anlage des Perianthes, dessen Rand noch ganz glatt ist. An der Ventralseite des Stämmchens einige mehrzellige fädige Gebilde, die aus dem ventralen Segment entspringen, sich bald verzweigen und reduzierte Amphigastrien darstellen.

Fig. 24. *Plagiochila asplenioides*. Perianth mit befruchtungsfähigen Archegonien.

Irgendwelche Funktion beim Befruchtungsvorgang ist ihnen sicher nicht zuzuschreiben.

Auch hier haben wir also keinerlei Einrichtungen, die, von der gewöhnlichen Ausbildung der Sprosse abweichend, als besonders zweckdienlich für die Sicherung der Befruchtung gedeutet werden könnten. Trotzdem setzt auch *Plagiochila*, wenn nur männliche Pflanzen mit den weiblichen im selben Rasen wachsen, häufig Embryonen an.

Leptoscyphus Taylora (Fig. 25—28).

An *Plagiochila* angeschlossen sei diese Art. Auch hier sind keine besonderen Wasserfangapparate vorhanden. Das Perianth ist kürzer bis höchstens ebenso lang wie die reifen Archegonien und hat einen wenig gekerbten Rand. Bemerkenswert ist, daß erst am älteren Perianth, wenn die Befruchtung bereits stattgefunden hat oder die

Archegonien schon abgestorben sind, die endgültige Größe dieser papillösen Zähne am Perianthrand, die jetzt keine Bedeutung mehr haben können, erreicht wird. Als Wasserfänger können sie also nicht gedeutet werden. Die Hüllunterblätter sind einzellreihige Gebilde oder schmal lanzettlich und gegen die Archegonien eingebogen. Es ist möglich, daß sie die Zuleitung des kapillar im Rhizoidenfilz aufsteigenden Wassers zu den Archegonien erleichtern. Die jüngsten Hüllblätter sind, wie bei der Mehrzahl der Formen, von den älteren eingeschlossen und wachsen erst später zur vollen Größe aus. Bei

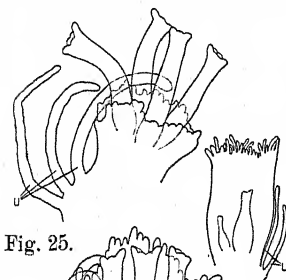


Fig. 25.

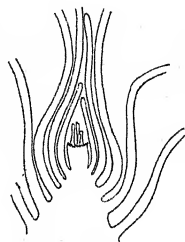


Fig. 27.

Fig. 28.



Fig. 26.

Fig. 28. *Leptoscyphus Taylori*. Senkrecht zur Mediane geführter Längsschnitt durch die Spitze eines archegontragenden Sprosses (etwas schematisiert). Die befruchtungsfähigen Archegonien erheben sich über den Perianthrand und sind umgeben von den gegen die Spitze zu kleiner werdenden Hüllblättern.

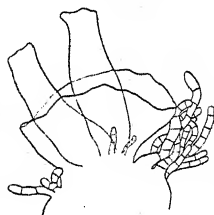
Besprechung der Hüllblattverhältnisse von *Lophocolea* wurde schon darauf hingewiesen, daß bei diesem Rhythmus der Blattentwicklung die Zuleitung von Wasser zu den Archegonien erschwert ist gegenüber den Formen, wo die jüngsten Hüllblätter schon weiter entwickelt sind, um so mehr als die Hüllblätter bei *Leptoscyphus* flach sind und eng zusammenliegen. Trotzdem finden sich auch hier häufig Embryonen, wenn männliche Pflanzen im selben Rasen wachsen. Das einmal eingedrungene Wasser wird zwischen den zusammengeschlagenen Blättern natürlich gut festgehalten.

Pedinophyllum interruptum (Fig. 29).

Die Archegonien stehen am Ende verlängerter Seitensprosse. Die weiblichen Hüllblätter sind im vollentwickelten Zustand etwas größer als die Laubblätter, sonst diesen aber gleichgestaltet und

ohne Gliederung. Im Stadium der Befruchtung nimmt die Blattgröße auch hier gegen das Perianth hin ab. Das Perianth ist noch niedriger als die Archegonien und hat einen glatten, unbewehrten Rand. Hüllunterblätter fehlen; dagegen finden sich, ähnlich wie bei *Plagiochila*, verzweigte fädige Gebilde an der Bauchseite, die zweifellos Auswüchse des ventralen Segmentes darstellen. Auch an den vegetativen Sproßgipfeln bilden die ventralen Segmente solche mehrzellige, fädige Auswüchse. An den weiblichen Sprossen finden sich gelegentlich außerdem Paraphysen außerhalb des Perianths, die den

Fig. 29. *Pedinophyllum interruptum*. Perianth mit befruchtungsfähigen Archegonien (von ca. 8 Archegonien sind alle bis auf 2 entfernt). In der Figur rechts die Ventralseite, wo aus dem ventralen Segment fädige, den Amphigastrien entspringende Gebilde entstanden sind, links die Dorsalseite mit fädigen Paraphysen. Innerhalb des Perianths am Fuße der Archegonien sind ebenfalls einige kleine Paraphysen entstanden.



Auswüchsen der ventralen Segmente ähnlich sind und sich nur durch geringere Zahl und Größe unterscheiden. Wasser für die Archegonien kann also nur zwischen den Hüllblättern festgehalten werden, besondere, zur Sicherung der Befruchtung dienende Bildungen finden wir auch hier nicht. — Auch zwischen den Archegonien sind gelegentlich kleine fädige Paraphysen zu finden, eine Erscheinung, die ich bei zahlreichen Formen beobachtet habe.

Lophozia (Fig. 30—32).

Von der großen und vielgestaltigen Gattung *Lophozia* habe ich die Arten *L. incisa*, *L. ventricosa*, *L. quinquedentata* und *L. Kaurini* untersucht.

Besonders ausgebildete Lacinien, die als Wasserfänger Bedeutung haben könnten, wurden in keinem der untersuchten Fälle beobachtet. Wie gewöhnlich wird das Perianth, z. B. bei *L. incisa*, als flache Schüssel mit glattem Rand angelegt. Segmentgrenzen sind nicht erkennbar. Später wird der Rand des Perianthes durch vorspringende Zellreihen etwas gegliedert, doch sind diese Vorsprünge nur wenige Zellen lang. Das Perianth ist im allgemeinen kürzer als die Archegonien, kann aber auch, z. B. bei *L. ventricosa*, die Höhe der befruchtungsfähigen Archegonien erreichen oder diese noch etwas überragen. Es ist auch hier zu bedenken, daß das Perianth in der Zeit zwischen dem Sich-Öffnen des ersten und dem des letzten Archegoniums bedeutend heranwächst. Papillen wurden nicht nachgewiesen. Wasser wird zwischen den Hüllblättern und an den Archegonien festgehalten. Die jüngsten Hüllblätter sind ungefähr

so groß wie die Archegonien und umgeben diese eng. Besonders bei *L. incisa* bilden die krausen Hüllblätter, die gegenüber den vegetativen Blättern breiter und reicher gegliedert sind, in ihrer Gesamtheit ein System mit vielen Möglichkeiten zum kapillaren Festhalten von Wasser. Unterblätter sind in der Hüllregion ebenso wenig entwickelt wie in der vegetativen; nur gelegentlich findet sich ein kleines lanzettliches Unterblatt. Wie bei allen kriechenden Lophozien sind auch bei *L. incisa* die archegonientragenden Sproßgipfel, ebenso wie die vegetativen, vom Substrat aufgerichtet, während die älteren Teile des Stämmchens horizontal wachsen. Von der Unterlage wird leicht Wasser nach der Sproßspitze kapillar hingeleitet und dringt zwischen den Hüllblättern zu den Archegonien



Fig. 30.

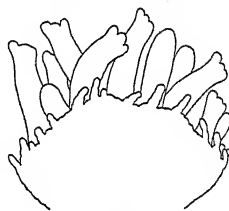


Fig. 31.

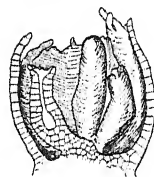


Fig. 32.

Fig. 30. *Lophozia incisa*. Spitze eines archegonitragenden Stämmchens. Durch einen Schnitt parallel zur Richtung des Stämmchens wurde der vordere Teil entfernt, so daß etwas mehr als die Hälfte des Stämmchens zur Darstellung kam. Nur der jüngste Hüllblattkreis ist ganz zur Darstellung gekommen, von den anderen Blattkreisen nur die linke Blattrihe und Stücke der rechten. Das Perianth ist von den jüngsten Hüllblättern, zwischen denen man die Archegonien sieht, verdeckt. An den Spitzen der jüngsten Hüllblätter werden Gemmen gebildet. An der Ventralseite des Stämmchens einige Rhizoiden.

Fig. 31. *Lophozia incisa*. Perianth mit befruchtungsfähigen Archegonien. Am Perianthrand sind einzelne Zellreihen etwas ausgewachsen.

Fig. 32. *Lophozia ventricosa*. Halbiertes Perianth mit befruchtungsfähigen Archegonien. Ein Archegonium ist längsgeschnitten.

ein. Daß diese Wasserleitung tatsächlich leicht erfolgt, davon kann man sich leicht überzeugen, wenn man ein Stück des Rasens von *Lophozia incisa* in eine Schale legt, deren Boden mit Wasser bedeckt ist. Nach kurzer Zeit hat sich der vorher unbenetzte Rasen mit Wasser vollgesogen; auch die aufgerichteten Sproßgipfel sind jetzt wasserdurchtränkt. Die krause, wellige Gestalt der Hüllblätter erleichtert das Eindringen des Wassers gegenüber den Formen, wo die Hüllblätter eng zusammenliegen.

Die vorstehenden Zellreihen am Perianthrand wachsen auch bei *L. incisa* nach dem für die Befruchtung in Frage kommenden Stadium

noch weiter aus; erst dann verdicken sich die Wände und der Perianthrand ist damit fertig. Nun geschieht das Wachstum nur noch an der Basis des Perianths; die birnförmige Gestalt des Perianths kommt durch In-die-Breite-Wachsen zustande, nachdem die Mündung bereits ihren endgültigen Durchmesser erreicht hat.

Auch bei *L. quinquedentata* entsteht zunächst das Perianth als flache Schüssel ohne Gliederung und ohne daß die das Perianth bildenden Segmente noch irgendwie zu erkennen wären. Dann wachsen auch hier einzelne Zellreihen zu kurzen Vorsprüngen aus. Das Perianth ist auch hier noch kürzer als die befruchtungsfähigen Archegonien. Auch die Vergrößerung und die krause und wellige Gestaltung der weiblichen Hüllblätter gegenüber den vegetativen Blättern dürfte ähnliche Bedeutung haben wie bei *L. incisa*.

Bei *L. ventricosa* ist das Perianth schon in dem in der Figur gezeichneten Stadium faltig. Später wächst unten eine glatte Zone hinzu, so daß das reife Perianth nur an der Mündung gefaltet ist. Die Hüllblätter sind auch hier größer und meist etwas reicher gegliedert als die Laubblätter, das Hüllunterblatt ist klein und unbedeutend.

Bei *L. Kaurini* endlich ist das Perianth zur Zeit der Befruchtung bedeutend niedriger als die Archegonien; seine Mündung ist glatt. Die innersten Hüllblätter sind noch sehr klein, die älteren werden größer, unterscheiden sich aber kaum von der Ausbildung der Laubblätter. Die Unterblätter werden in der Hüllregion etwas größer als in der vegetativen Region.

Anthelia Juratzkana (Fig. 33—39).

Über eine längere Zeit erstreckt sich auch die Archegonreifung bei *Anthelia*. Das Perianth ist deshalb sehr verschieden weit entwickelt, je nachdem ob erst ein Archegonium geöffnet ist oder alle. In den Figuren habe ich verschiedene Stadien dargestellt. Anfänglich ist der Rand nur wenig durch einzelne vorstehende Zellreihen gegliedert, und das Perianth hat noch die Form einer niedrigen Schüssel. Später wachsen einzelne Partien des Perianthrandes zu dornigen Lappen aus, in denen sich die Zellen stark strecken und schließlich ihre Wände verdicken. Das Wachstum geht dann nur in einer interkalaren Zone weiter. Jetzt ragen die Lappen auch über die Archegonien hinaus. Manchmal reicht die Gliederung des Perianths so tief, daß kaum mehr ein Zusammenhang zwischen den einzelnen schmalen Lappen wahrgenommen werden kann. Diese lappenartigen Auswüchse entstehen dann häufig auch außerhalb der

Fläche des Perianths, indem die Zellteilungen auch parallel zur Perianthfläche erfolgen. Einen solchen Querschnitt habe ich in Fig. 39 dargestellt. Die verschieden starke Gliederung der Perianthfläche bei Pflanzen aus demselben Rasen (gesammelt im Hoch-

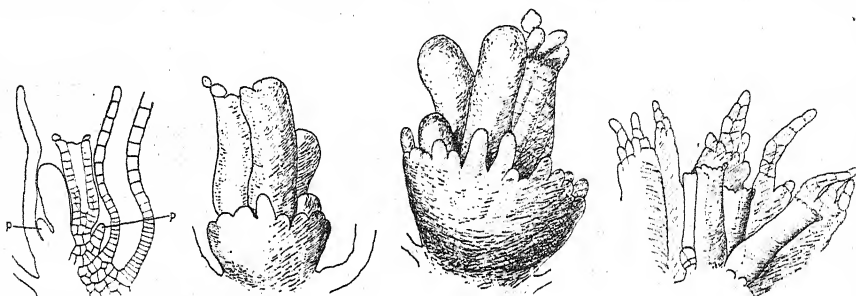


Fig. 33.

Fig. 34.

Fig. 35.

Fig. 36.

Fig. 33. *Anthelia Juratzkana*. Längsschnitt durch ein archegontragendes Stämmchen. Erst ein Archegonium ist geöffnet, das Perianth P ist noch sehr niedrig. Die Blätter wachsen interkalar an der Basis.

Fig. 34. *Anthelia Juratzkana*. Junges Perianth mit 2 geöffneten Archegonien. Die Hüllblätter sind mit ihrer Basis dargestellt.

Fig. 35. *Anthelia Juratzkana*. Etwas älteres Stadium eines Perianths als das in Fig. 34 dargestellte.

Fig. 36. *Anthelia Juratzkana*. Stück eines Perianths, in dem die Mehrzahl der Archegonien geöffnet ist. Das Perianth ist größer geworden als die Archegonien und hat an seiner Mündung breite Lappen gebildet.

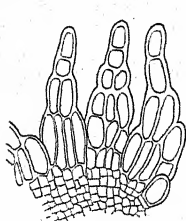


Fig. 37.

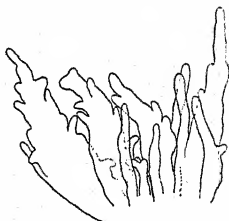


Fig. 38.

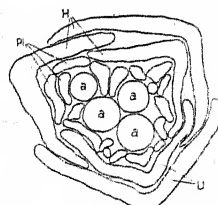


Fig. 39.

Fig. 37. *Anthelia Juratzkana*. Stück eines jungen Perianths. Die Perianthlappen sind schon voll entwickelt. An der Basis des Perianths eine interkalare Wachstumszone.

Fig. 38. *Anthelia Juratzkana*. Stück eines Perianths um befruchtungsfähige Archegonien. Das Perianth ist hier bis fast zur Basis geteilt, so daß kaum mehr eine geschlossene, über die Stämmchenoberfläche sich erhebende ringförmige Zone wahrgenommen werden kann.

Fig. 39. *Anthelia Juratzkana*. Querschnitt durch Archegonien, Perianth und Hüllblätter, wenig über der Insertion des Perianths. Das Perianth ist bis fast zur Basis geteilt, so daß auf diesem Querschnitt nur einzelne Perianthlappen getroffen sind. a = Archegonien, Pl = Perianthlappen, H = Hüllblätter, U = Hüllunterblätter.

gebirge von Schwedisch-Lappland) gibt vielleicht auch einen Beitrag zur Frage der Berechtigung der Beibehaltung der beiden Arten *A. julacea* und *A. Juratzkana*, für die bekanntlich die verschieden

tiefe Teilung des Perianths als wichtiges Unterscheidungsmerkmal angegeben wird.

Beachtenswert erscheint noch die Tatsache, daß am reifen Perianth die scharfen dornigen Lappen abgestorben und abgefallen sind, so daß die Mündung des reifen Perianths weniger stark bewehrt erscheint.

Die Hüllblätter, die im vollentwickelten Zustande etwas größer sind als die gewöhnlichen Blätter, sind wie diese in zwei Lappen geteilt, wobei die Lappen aber etwas spitzer sind und der Einschnitt etwas tiefer ist als bei den Laubblättern. Das Hüllunterblatt ist wenig verschieden.

Die tiefe Gliederung des Perianths erleichtert das Eindringen des Wassers zu den Archegonien auch in einem Entwicklungsstadium des Perianths, wo dieses die Archegonien schon überragt.

Haplozia atrovirens (Fig. 40 u. 41).

Von der Gattung *Haplozia* wurde die auf Kalkfelsen oft große Flächen überziehende *Haplozia atrovirens* untersucht. Das Perianth ist an der Mündung ganz wenig gegliedert, aber schon in sehr jungem Zustand stark faltig. Leider waren in meinem Material nur abgestorbene Archegonien zu finden, so daß ich die Höhe des Perianths bei der Befruchtung nicht beurteilen kann. Da es ungegliedert ist, kann es aber schwerlich eine Funktion bei der Befruchtung haben. Die Hüllblätter sind ungeteilt, Hüllunter-



Fig. 40. *Haplozia atrovirens*. Perianth mit schon abgestorbenen Archegonien. Am Perianthrand sitzen zahlreiche Papillen.

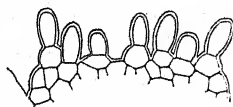


Fig. 41. *Haplozia atrovirens*. Stück des Randes eines jungen Perianths mit zahlreichen Papillen.

blätter fehlen. Zum Festhalten des Wassers kommen also nur die etwas eingerollten, das Perianth eng umgebenden Hüllblätter in Frage. Bemerkenswert sind die zahlreichen keulenförmigen Papillen, die den Perianthrand besetzen, von denen aber ebensowenig eine Funktion nachweisbar war wie für die von *Lophocolea*.

Eucalyx obovatus (Fig. 42 u. 43).

Diese Gattung steht *Haplozia* sehr nahe. Das Perianth ist zur Zeit der Befruchtung ungefähr bis zur Höhe der Archegonien ent-

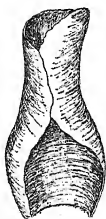


Fig. 42.



Fig. 43.

Fig. 42. *Eucalyx obovatus*. Weibliches Hüllblatt im Stadium der Befruchtung der Archegonien. Das Hüllblatt ist stark eingerollt.

Fig. 43. *Eucalyx obovatus*. Querschnitt durch ein Perianth mit befruchtungsfähigen Archegonien. Das Perianth ist stark gefaltet.

wickelt, der Rand nur durch vorspringende Zellen schwach gekerbt. Auffallend ist die starke Faltung des Perianths schon zur Zeit der Befruchtung. Die Hüllblätter sind ganzrandig, Hüllunterblätter fehlen. Beachtenswert ist die starke Einrollung der Hüllblätter. Mehrere auf diese Weise eingerollte Hüllblattpaare umgeben das Perianth und können Wasser festhalten. Besondere Wasserfangapparate sind nicht vorhanden.

Alicularia geoscypha (Fig. 138).

Die befruchtungsfähigen Archegonien sind von einem Perianth umgeben, dessen Rand ungefähr in Höhe der Archegonöffnungen liegt und nur schwach gekerbt ist. Die Hüllblätter sind größer als gleichaltrige Laubblätter und am Rande gewellt. Sie sind in zwei bis drei runde, wenig hervortretende Lappen gegliedert. Die Hüllunterblätter sind gegenüber den Unterblättern der vegetativen Sprosse ebenfalls vergrößert und wenig geteilt. Die Sproßgipfel mit den Archegonien sind durch stärkeres Wachstum der Unterseite des niederliegenden Stengels aufgerichtet. Ähnlich wie bei *Lophozia* wird zwischen den gewellten Hüllblättern das Wasser zu den Archegonien geleitet und dort festgehalten.

Die Figuren GOTTSCHÉ'S von *Alicularia compressa* (17, Nr. 443, bei MÜLLER, 36, I, Fig. 266, c und d) sind irreführend. Die dort gezeichneten Perianthien umgeben abgestorbene Archegonien, die nicht zur Befruchtung gelangt sind. Wenn die Archegonien befruchtungsfähig sind, ist ein Marsupium kaum angelegt, und das Perianth ist oben weit offen. Nach GOTTSCHÉ'S Figuren könnte eine Befruchtung kaum mehr eintreten, da in diesem Zustand die Zuleitung des Wassers zu den Archegonien zu sehr behindert wäre.

Marsupella emarginata (Fig. 155—158).

Auch hier hat das Perianth keine Bedeutung für die Befruchtung. Wenn die ersten Archegonien befruchtungsfähig sind, ist es noch sehr niedrig, entwickelt sich dann aber im Verlauf der Reifung der Archegonien bis zu Archegonienhöhe. An der Mündung wird das Wachstum frühzeitig eingestellt; durch Ausdehnung der basalen Partien erscheint die Mündung des fertigen Perianths eng und zusammengezogen. Die Hüllblätter sind etwas größer als die Laubblätter. Besondere Wasserfänger sind nicht entwickelt. — Näheres über die Entwicklung der Spitzen der weiblichen Sprosse findet sich S. 127 im Zusammenhang mit der Darstellung der Marsupienbildung.

Radula complanata (Fig. 44—46).

Auch bei *Radula* fehlen irgendwelche besondere als Wasserfangapparate zu deutende Bildungen. Die archegonientragenden Sprosse wachsen, wie die sterilen Sprosse, dem Substrat eng anliegend. Perianth und Archegonien liegen zwischen der Unterlage und den

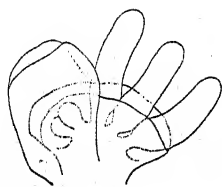


Fig. 44.

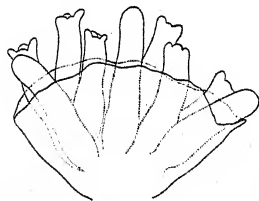


Fig. 45.



Fig. 46.

Fig. 44. *Radula complanata*. Spitze eines archegonitragenden Sprosses mit Hüllblatt, Perianth und noch geschlossen, aber fast reifen Archegonien (einige Archegonien sind entfernt).

Fig. 45. *Radula complanata*. Perianth mit befruchtungsfähigen Archegonien.

Fig. 46. *Radula complanata*. Medianer Längsschnitt durch die Spitze eines archegonitragenden Sprosses, etwas schematisiert. Die befruchtungsfähigen Archegonien sind umgeben von dem an den Seiten tief eingeschnittenen Perianth und den gegen die Spitze zu kleiner werdenden Hüllblättern.

breiten, die Sproßspitze bedeckenden Oberlappen älterer Blätter desselben Sprosses. Zwischen den breiten Blättern und der Unterlage wird das Wasser bei Regen kapillar festgehalten. So bilden bei Regen die ganzen Rasen des Mooses ein einheitliches Kapillarsystem, die Spermatozoiden können sich zwischen Sproß und Unterlage bewegen und auf diese Weise leicht zu den Archegonien gelangen. Diese leichte Möglichkeit der Übertragung der Spermatozoiden erklärt wohl, neben dem parözischen Blütenstand, den reichen Fruchtansatz, den man bei *Radula complanata* stets beobachtet. Relativ

selten sind unbefruchtet gebliebene Archegongruppen zu finden, und solche Fälle sind wohl durch Trockenperioden während der Zeit der Archegonreife zu erklären.

Das Perianth bildet um die reifen Archegonien eine Hülle, die die halbe oder volle Archegonhöhe erreicht hat, je nach der Anzahl der geöffneten Archegonien. Die Hülle ist also schon etwas weiter entwickelt, als GOEBEL dies für *Radula tjibodensis* (Org., II, S. 853) angibt. Der Perianthrand ist ganz glatt, doch sind meistens in der Mitte der seitlichen Segmente deutliche Einschnitte, die dem Einschnitt zwischen Ober- und Unterlappen der Blätter entsprechen und die zweilippige Gestalt des fertigen Perianths bedingen. Dieses ist umgeben von den weiblichen Hüllblättern, bei denen der Größenunterschied zwischen Ober- und Unterlappen gegenüber den Laubblättern verringert ist, eine Erscheinung, die allgemeines Gesetz an den weiblichen Sprossen zu sein scheint. Zwischen den Ober- und Unterlappen der weiblichen Hüllblätter wird ebenfalls Wasser um die Archegonien festgehalten.

Ptilidium pulcherrimum (Fig. 47 u. 48).

Bei dieser Art überrascht die Tatsache, daß das Perianth so wenig gegliedert ist, während ja die Blätter in viele schmale Lacinien auslaufen und das Wasser leicht wie ein Schwamm zwischen sich

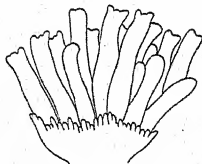


Fig. 47.



Fig. 48.

Fig. 47. *Ptilidium pulcherrimum*. Perianth mit befruchtungsfähigen Archegonien. Der Perianthrand ist nur gekerbt, das Perianth noch äußerst flach und niedrig.
 Fig. 48. *Ptilidium pulcherrimum*. Die Hälfte eines weiblichen Hüllblattes im Stadium der Befruchtung der Archegonien.

aufsaugen. Das Perianth ist bei der Befruchtung der Archegonien noch außerordentlich klein. Sein Rand ist nur durch einzelne vorstehende Zellen gekerbt, die auch später wenig mehr hervortreten. Dagegen sind die weiblichen Hüllblätter und die davon kaum abweichenden Hüllunterblätter noch reicher gegliedert als die Laubblätter. Auch

die Blattfläche der Hüllblätter ist gegenüber den Laubblättern etwas vergrößert. Die Lacinien der Hüllblätter bilden einen dichten Schwamm, in dem die Archegonien stecken. Auf diese

Weise wird den Archegonien leicht Wasser zugeführt. Auch wird das Wasser von den Hüllblättern gut festgehalten. Daß nichts gewonnen ist, wenn man sagt, das Perianth sei deshalb so ungegliedert, weil am Perianth nicht auch noch Wasserfänger notwendig sind, braucht kaum besonders betont zu werden. Übrigens hat ja *Blepharostoma trichophyllum* ein mit Lacinien besetztes Perianth, obwohl diese Lacinien dort bei der reichen Gliederung der Hüllblätter ebenfalls nicht notwendig sein können. Es kommt eben immer auf die den einzelnen Formen eigentümlichen, durch teleologische Deutungen nicht erfaßbaren Gestaltungsmöglichkeiten an.

In *Southbya stillicidorum*, *Prasanthus suecicus* und *Gymnomitrium concinnatum* wollen wir noch drei Formen betrachten, deren Archegonien überhaupt nicht von einem Perianth, d. h. einer rings geschlossenen Hülle umgeben sind. Dabei kommt es hier nur darauf an, kurz den Bau zu betrachten, der die Übertragung der Spermatozoiden ermöglichen muß. Näheres über die Gestaltungsverhältnisse an den Archegonständen und Hüllorganen dieser Formen findet sich im II. Abschnitt.

Southbya stillicidorum (Fig. 49 u. 50).

Die Archegonien werden zunächst von kleinen Blattgebilden umgeben, die noch kürzer sind als die Archegonien und auf deren Morphologie wir später zu sprechen kommen. Nach außen folgen normale, größer werdende Hüllblätter. Diese sind nicht ganzrandig wie die Laubblätter, sondern haben geringe Einbuchtungen und kleine Zähne. Auffallend ist die Tatsache, daß diese Zähne besonders an dem gegen die Ventralseite des Sprosses gerichteten Blattrande auftreten, eine Erscheinung, die offenbar in der Gesamtsymmetrie der Pflanze bedingt ist, vielleicht dieselben Ursachen



Fig. 49.

Fig. 49. *Southbya stillicidorum*. Halbiertes Stämmchen mit befruchtungsfähigen Archegonien.



Fig. 50.

Fig. 50. *Southbya stillicidorum*. Weibliches Hüllblatt im Stadium der Befruchtung der Archegonien. Links die dorsale, rechts die ventrale Seite des Blattes. Der ventrale Blattrand ist stärker gegliedert als der dorsale.

hat, wie die stärkere Gliederung der Unterblätter vieler Formen. Die kausale Erklärung wäre noch zu erforschen. Eine besondere Zweckmäßigkeit kann darin kaum gesehen werden. Denn anzunehmen, daß dadurch von der Unterlage her leichter Wasser angesaugt werden könnte, wäre doch wohl zu gesucht. Auch hier sind die Hüllblätter größer als die Laubblätter und gewellt, wodurch ihre kapillare Wirksamkeit zweifellos erhöht wird. Außerdem kommen schmale, lanzettliche Hüllunterblätter vor, während an den vegetativen Sprossen Unterblätter fehlen. Allerdings dürften sich wohl an der vegetativen Sproßspitze aus dem ventralen Segment entspringende Papillen ebenso nachweisen lassen, wie bei *Gymnomitrium*, *Haplozia* und vielen anderen.

Prasanthus suecicus (Fig. 189).

Dieses kleine, auf Hochgebirgserde kriechende Moos hat ebenfalls kein ausgebildetes Perianth. Die Archegonien sind umgeben von kleinen, nach außen größer werdenden Blättern, die sich von den vegetativen Blättern dadurch unterscheiden, daß sie nicht so eng schuppenförmig einander anliegen, sondern faltig und wellig sind; auch sind sie etwas deutlicher in zwei Blattlappen geteilt als die nur schwach ausgebuchteten Laubblätter. Außerdem sitzen an den innersten Hüllblättern Papillen, wie ich sie schon bei mehreren Formen erwähnt habe. Die wellige Gestalt der Hüllblätter wird auch hier das Eindringen von Wasser zu den Archegonien erleichtern gegenüber Formen, wo die Hüllblätter einander eng anliegen.

Gymnomitrium concinnatum (Fig. 51—53).

Auch bei *Gymnomitrium* finden wir die nun schon mehrfach beobachtete Erscheinung, daß die Hüllblätter größer und stärker

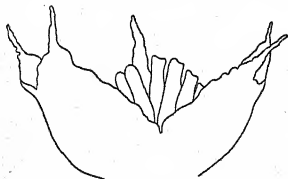


Fig. 51.

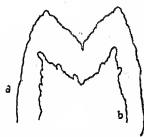


Fig. 52.



Fig. 53.

Fig. 51. *Gymnomitrium concinnatum*. Hüllblätter mit befruchtungsfähigen Archegonien. Die seitlichen Hüllblätter sind dorsal an der Basis im Zusammenhang. Das Hüllunterblatt, dessen Spitze hinter den Archegonien sichtbar wird, steht ebenfalls mit einem der beiden seitlichen Hüllblätter an der Basis in Zusammenhang.

Fig. 52. *Gymnomitrium concinnatum*. a Laubblatt, b junges Hüllblatt, am Rande mit Papillen.

Fig. 53. *Gymnomitrium concinnatum*. Der linke Zipfel des Hüllblattes aus Fig. 52 in stärkerer Vergrößerung.

geteilt sind als die Laubblätter. Auf die Archegonien und die später zu besprechenden reduzierten blattartigen Gebilde folgen einzelne Hüllblätter, die nach außen größer werden. Sie sind kielig gefaltet und liegen einander eng an. Die innersten Hüllblätter tragen Papillen an dem leicht gekerbten Blattrand, während gleichgroße Laubblätter, die zum Vergleich untersucht wurden, keine solche Papillen tragen. Vielleicht wären an jüngeren Blattanlagen auch Papillen zu finden. In den Figuren ist deutlich der Unterschied in der Blattform zwischen Laubblättern und Hüllblättern zu sehen.

Bei den seither betrachteten Formen fanden wir die Archegonstände an der Spitze von Haupt- oder verlängerten Nebensprossen. Wir haben die Mannigfaltigkeit in der Gestaltung und Entwicklung des Perianths gesehen. Bei der Hüllblattbildung beobachteten wir im allgemeinen eine Neigung zur Vergrößerung der Blattfläche und zu einer reicheren Gliederung des Blattrandes. Im folgenden betrachten wir eine Reihe von Formen, die die Archegonien an der Spitze besonderer Kurzspresse, die man weibliche Geschlechtssprosse nennen kann, bilden. Diese Geschlechtssprosse können sowohl am Hauptast ventral entstehen, wie in den meisten Fällen, als auch aus seitlichen Segmenten des Hauptsprosses gebildet werden, wie bei *Chiloscyphus* (wo man übrigens früher die Stellung der weiblichen Geschlechtsäste für ventral hielt). Mit dieser Stellung an verkürzten Geschlechtssprossen hängen einige Eigentümlichkeiten der Hüllblattbildung zusammen, auf die kurz hingewiesen sein soll.

An Nebensprossen, die erst aus älteren Segmenten des Hauptsprosses entstehen (LEITGER'S „Interkalare Verzweigung“, 26, II, S. 30) werden zunächst kleinere Blätter gebildet, die deutlich den Charakter von „Jugendblättern“ zeigen. Es ist dies dieselbe Erscheinung, wie wir sie auch an jungen Hauptsprossen beobachten, in besonders typischer Ausbildung z. B. bei *Lophocolea heterophylla*. Man wird wohl nicht fehlgehen, wenn man eine andere Verteilung der Nährstoffe als Ursache der Bildung dieser als Hemmungsbildungen zu betrachtenden Blätter annimmt. Es ist hier nicht der Ort, näher auf diese Hemmungserscheinungen einzugehen, für die die geringere Größe und die Beibehaltung der zweilappigen Blattform auch bei Arten mit sonst ganzrandigen Blättern besonders charakteristisch ist. Derselben Erscheinung unterliegen nun auch die durch „interkalare Verzweigung“ entstehenden weiblichen Kurzspresse. Auch hier ist zunächst die Blattbildung gehemmt, und es entstehen zuerst Blättchen, die kleiner bleiben als die Laubblätter der Haupt-

sprosse. Wenn die Geschlechtsäste nun sehr verkürzt sind, so daß auf ein Blattpaar sofort das Perianth folgt, so hat die Pflanze gewissermaßen keine Zeit mehr gehabt, Hüllblätter zu bilden, die den oben erwähnten Gesetzen der Hüllblattbildung entsprechen würden. Auf das Perianth folgen dann Blätter, die viel kleiner sind, als die gewöhnlichen Laubblätter (*Madotheca*, *Pleuroschisma*). Wenn dagegen vor der Perianthbildung noch mehrere Blattpaare angelegt werden, so werden diese immer größer, und es können auch Blätter gebildet werden, die typische Merkmale echter Hüllblätter zeigen (*Cephalozia*). Mit der Besprechung solcher Formen wollen wir fortfahren.

Mastigophora diclados (Fig. 54—57).

Bei dieser Art ist das Perianth im Stadium der Befruchtung bis fast zum Grunde in viele schmale Lappen geteilt. Auch die dem Perianth zunächst stehenden Hüllblätter sind aus drei bis vier

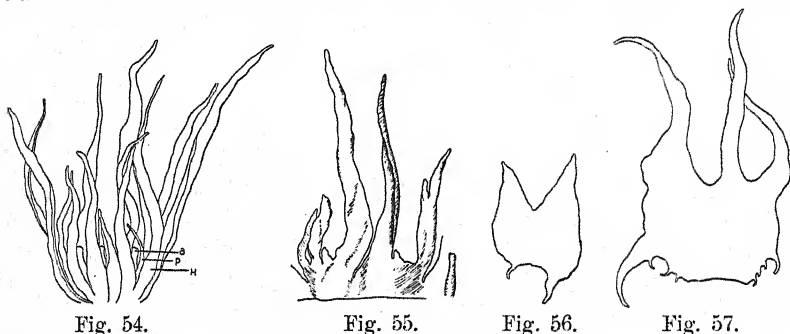


Fig. 54. *Mastigophora diclados*. Frei präparierte Spitze eines Sprosses mit befruchtungsfähigen Archegonien. Die Archegonien sind umgeben von dem tiefgeteilten Perianth und den ebenfalls bis tief zum Grunde in schmale Lappen geteilten Hüllblättern. a = Archegonien, P = Lappen des Perianths, H = Hüllblätter.

Fig. 55. *Mastigophora diclados*. Stück eines Perianths um befruchtungsfähige Archegonien. Zum Vergleich der Größe ist ein Archegonium dazu gezeichnet.

Fig. 56. *Mastigophora diclados*. Laubblatt eines Seitenastes (am Hauptast sind die Laubblätter dreiteilig).

Fig. 57. *Mastigophora diclados*. Weibliches Hüllblatt.

schmalen Lappen gebildet, die nur am Grunde eine einheitliche Blattfläche bilden. Die Laubblätter sind weniger reich gegliedert: An Nebensprossen sind sie nur in zwei kurze Lappen eingeschnitten, an den Hauptsprossen sind sie dreilappig, wobei aber die Lappen breiter und kürzer sind als die der Hüllblätter. Beim Perianth kommt erst durch späteres interkalares Wachstum eine wirkliche Perianthfläche zustande; auch bei den Hüllblättern wird im Laufe der weiteren Entwicklung der flächige Basalteil vergrößert.

Wie später (S. 66) auszuführen sein wird, ist diese Ausbildung der Hüllorgane theoretisch als die für die Sicherung der Befruchtung günstigste zu betrachten: Die tiefe Teilung in schmale Lappen erleichtert das Eindringen des spermatozoidhaltigen Wassers zu den Archegonien; gleichzeitig wird aber auch das Wasser in den vielen Kapillaren gut festgehalten, und das Weggeschwemmtwerden der Spermatozoiden und der chemotaktisch wirksamen Sekrete der Archegonien wird erschwert. Erhöht wird die Kapillarität noch durch rinnenförmige Einrollung der Hüllblattzipfel.

Chiloscyphus (Fig. 58—60 u. Fig. 4).

Zunächst sei die im Indischen Archipel auf Bäumen lebende Art *Ch. aselliformis* besprochen. Sie besitzt einen ausgezeichneten Kapillarapparat um ihre Archegonien. Das Perianth ist zur Zeit



Fig. 58.

Fig. 59.

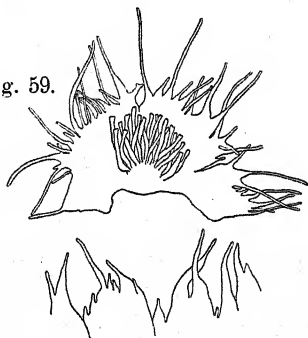


Fig. 60.

Fig. 58. *Chiloscyphus aselliformis*. Weiblicher Geschlechtsast im Stadium der Befruchtung der Archegonien. Das Perianth ist verdeckt von der durch gemeinsames Auswachsen der Hüllblätter gebildeten Hülle. Die älteren Hüllblätter sind kleiner und frei.

Fig. 59. *Chiloscyphus aselliformis*. Aufgeschnittenes und ausgebreitetes Perianth mit befruchtungsfähigen Archegonien. Der Perianthrand trägt lange und schmale Lacinien. Zu beachten ist auch die schlanke Form der Archegonien!

Fig. 60. *Chiloscyphus aselliformis*. Rand der auf das Perianth folgenden, von den Hüllblättern gebildeten Hülle. Auch diese trägt schmale Lacinien.

der Befruchtung schon bedeutend entwickelt; die weit offene Perianthmündung liegt in Höhe der Archegonöffnungen und ist mit zahlreichen feinen Lacinien besetzt. Die Hüllblätter bilden meist ebenfalls eine rings zusammenhängende Hülle, in der das Perianth steckt. Die nächstfolgenden Hüllblätter sind gewöhnlich mit den Hüllunterblättern „kongenital verwachsen“, dorsal aber getrennt. Durch diese mehrfache Hüllenbildung entsteht ein Apparat zum Wasserfesthalten, der dadurch noch wirksamer wird, daß diese Hüllen stark

gefaltet sind. Auch die langen Zähne an der Hüllblatthülle dürften das Festhalten von Wasser unterstützen. Wenn wir bedenken, daß dieses Moos epiphytisch lebt, daß das Wasser also leicht von ihm abtropft, so wird uns die biologische Bedeutung dieser Einrichtung noch verständlicher. Die Pflanze ist ja auch in ihrem vegetativen Bau dafür eingerichtet, Wasser festzuhalten. (Über das Eindringen der Spermatozoiden vgl. S. 72.)

Die weiblichen Geschlechtssprosse entstehen, wie schon erwähnt wurde, als seitliche Kurzsprosse am Hauptast. Sie werden von den ausgebreiteten Blättern des Hauptastes überdeckt und liegen zwischen diesen und der Unterlage. Man könnte sich deshalb fragen, ob die starke Entwicklung der Hüllblätter bei dieser geschützten Lage für ein Festhalten des Wassers überhaupt noch eine Bedeutung haben kann. Kausal ist die starke Entwicklung offenbar dadurch ermöglicht, daß der Geschlechtssproß vor der Perianthbildung eine größere Anzahl blattbildender Segmentumläufe abgliedert. Die ersten Blätter dieses Sprosses sind noch wenig entwickelt, und erst die später angelegten erreichen bedeutendere Größe. Durch Vergleich mit *Chiloscyphus pallescens* wird diese Beziehung noch deutlicher.

Es soll übrigens noch auf einige Merkmale aufmerksam gemacht werden, die diese Art von unseren europäischen *Chiloscyphus*-Arten unterscheiden und die die Berechtigung der Gattung *Chiloscyphus* im heutigen Umfang vielleicht in Frage setzen. Ich habe stets gefunden, daß Vertreter derselben Gattungen ähnlich gestaltete Archegonien besitzen. Bei *Chiloscyphus aselliformis* sind die Archegonien aber auffallend schlank und lang und unterscheiden sich dadurch bedeutend von denen unserer Arten. Das Perianth fand ich nicht, wie in den Diagnosen angegeben wird, offen-glockenförmig, sondern deutlich hypogonanth dreikantig. Auch die Unterschiede in der Hüllblattgestaltung seien noch betont. Es wären diese Merkmale bei anderen Arten zu prüfen und ihre Übereinstimmung mit SCHIFFNER's Gattung *Heteroscyphus* (48), die nach der Stellung der Antheridien von *Chiloscyphus* abgetrennt wurde, zu untersuchen.

Bei unseren einheimischen *Chiloscyphus*-Arten (*Ch. polyanthus*, *Ch. pallescens*, letztere wurde eingehender untersucht) ist das Perianth nicht mit solch auffallenden Lacinien besetzt, wie bei *Ch. aselliformis*. Über das Perianthwachstum unserer Art wurde schon oben berichtet. Die befruchtungsfähigen Archegonien stehen an kleinen, seitlichen Ästen, die vor dem Perianth nur wenige Blätter bilden (meist nur ein Segmentumlauf). Diese sind deshalb sehr gehemmt und tragen durchaus den Charakter von Jugendblättern (klein und

zweiteilig). Das Perianth zeigt im Stadium der Befruchtung noch drei durch tiefe Einschnitte getrennte Lappen, die am Rand nur wenig gegliedert sind. Die Archegonien reichen ungefähr so hoch, als die Einschnitte zwischen den Lappen heruntergehen. Der Zutritt des Wassers zu den Archegonien ist also bei der oben weit offenen Gestalt des Perianths nicht behindert. Andererseits kann man aber auch keine besonderen Einrichtungen erkennen, die geeignet wären, Wasser festzuhalten. Durch die Lage der weiblichen Geschlechtsäste an der Unterseite der Hauptsprosse, zwischen diesen und der Unterlage, wo stets kapillar Wasser festgehalten wird, erscheinen besondere Wasserräger auch überflüssig.

Cephalozia (Fig. 61—68).

Zunächst sei *C. reclusa* besprochen: Die Archegonien stehen an der Spitze ventraler Kurztriebe, die vor der Perianthbildung 5—8 blattbildende Segmentumläufe abgliedern. Diese archegonien-



Fig. 61.



Fig. 62.

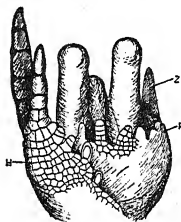


Fig. 63.

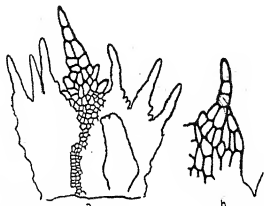


Fig. 64.

Fig. 61. *Cephalozia reclusa*. Weiblicher Geschlechtsast im Stadium der Befruchtung der Archegonien. Der Ast beginnt mit kleinen Blättchen; die jüngeren Hüllblätter werden größer und besser entwickelt, auch Hüllunterblätter treten auf. H = Hüllblätter, Hu = Hüllunterblatt, U = Unterblätter (die Rhizoiden sind nicht eingezeichnet).

Fig. 62. *Cephalozia reclusa*. Weibliches Hüllblatt im Stadium der Befruchtung der Archegonien.

Fig. 63. *Cephalozia reclusa*. Frei präparierte Spitze eines weiblichen Geschlechtsastes mit jungen Archegonien. Die ältesten Archegonien sind fast reif. P = Perianth, dessen Rand nur kleine Auswüchse trägt, H = Hüllblatt, dessen Zipfel bereits fertig entwickelt sind, Z = Zipfel des jüngsten, vom Perianth verdeckten Hüllblattes.

Fig. 64. *Cephalozia reclusa*. a Stück eines Perianths im Stadium der Befruchtung (von 14 Archegonien waren 4 geöffnet). Zur Darstellung der Größenverhältnisse ist ein Archegonium dazu gezeichnet. Die Fläche des Perianths besteht aus teilungsfähigen Zellen, die dornigen Perianthlappen sind bereits fertig entwickelt, ihre Zellen haben verdickte Wände. b Zum Vergleich zwei Zähne eines fertigen Perianths in derselben Vergrößerung.

tragenden Kurztriebe beginnen mit einem Paar kleiner zweilappiger Blättchen. Ein Unterblatt ist noch nicht gebildet (auch an vegetativen Sprossen sind keine eigentlichen Unterblätter entwickelt).

Gegen das Perianth zu werden nun die Blättchen immer größer. Bald tritt auch ein kleines, noch ungeteiltes und schmales Unterblatt auf. Die Seitenblätter werden reicher gegliedert, indem sich am Blattrand dornige Zähne bilden. Auch die Unterblätter werden rasch größer. Die letzten Hüllblätter vor dem Perianth haben zwei spitze, am Rand gezähnte Lappen; das zugehörige Hüllunterblatt ist wenig davon verschieden. Im jungen Zustand sitzen an dem dornig gezähnten Rand der Hüllblätter Keulenpapillen. Das Perianth entsteht auch hier als flache Schüssel mit rundem Querschnitt. Am Perianthrand treten bald einzelne Zellen hervor, und zwar in einem Stadium, in dem die ältesten Archegonien eben zur Reifung gelangen. Später wachsen diese Zellreihen zu größeren dornigen Lappen aus.

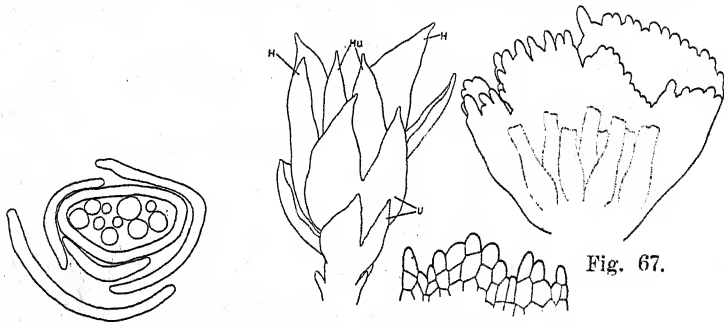


Fig. 65.

Fig. 66.

Fig. 68.

Fig. 67.

Fig. 65. *Cephalozia reclusa*. Querschnitt durch Archegonien, Perianth und Hüllblätter im Stadium der Befruchtung. Die hypogonanth-dreikantige Form beginnt sich auszubilden.

Fig. 66. *Cephalozia bicuspidata*. Weiblicher Geschlechtsast zur Zeit der Befruchtung der Archegonien. H = Hüllblätter, Hu = Hüllunterblatt, U = Unterblätter. An der Basis des Astes sind zunächst einige kleine wenig entwickelte Blättchen gebildet.

Fig. 67. *Cephalozia bicuspidata*. Perianth mit geöffneten (aber abgestorbenen) Archegonien.

Fig. 68. *Cephalozia bicuspidata*. Rand des in Fig. 67 dargestellten Perianths.

Zur Zeit der Befruchtung der Archegonien hat das Perianth Archegonhöhe erreicht, so daß die Perianthdornen als Wasserfänger in Betracht kommen können. Jetzt beginnt sich auch die hypogonanth dreikantige Gestalt auszubilden. In diesem Stadium haben die Dornen am Perianthrand bereits ihre volle Größe erreicht: die Zellwände verdicken sich, und die Zähne am fertigen Perianth sind nicht mehr größer geworden. Nur gelegentlich ist ein Zahn noch durch weiteres Wachstum an seiner Basis zu einem breiteren Lappen ausgewachsen. Im übrigen wächst aber nur der untere Teil des Perianths weiter. Das fertige Perianth reißt an seiner Mündung häufig etwas ein.

Bei den übrigen *Cephalozia*-Arten sind die Hüllblatt- und Perianthverhältnisse offenbar ähnlich. Nur sind die Hüllblätter bei der Mehrzahl der Arten nicht so stark gegliedert, sondern nur in zwei spitze Lappen geteilt. So z. B. bei *C. bicuspidata*. Auch das Perianth ist hier, wie bei den meisten *Cephalozia*-Arten, weniger gegliedert. Der Perianthrand ist nur gekerbt; die einzelnen Randzellen sind nur wenig ausgewachsen. Trotzdem ist die Entwicklung des Perianths zur Zeit der Befruchtung schon ebensoweit vorgeschritten wie bei *C. reclusa*. (Eine Figur des jungen Perianths von *C. bicuspidata* findet sich auch bei HOFMEISTER, 19, Taf. IX.)

Schon zur Zeit der Befruchtung sind die weiblichen Geschlechtsäste bei den untersuchten *Cephalozia*-Arten so weit nach oben gewachsen, daß die Spitzen der weiblichen Hüllblätter zwischen den kriechenden Sprossen bei Betrachtung der Rasen von oben sichtbar sind. Sie sind also nicht zwischen Hauptsproß und Unterlage verdeckt. Das spermatozoidhaltige Wasser wird also von oben zwischen den Hüllblättern zu den Archegonien eindringen und von diesen, in geringerem Grade wohl auch vom Perianth, festgehalten werden.

Odontoschisma denudatum.

Stellung und Ausbildung des weiblichen Geschlechtsastes ist hier ähnlich wie bei *Cephalozia*. Der Unterschied zwischen Seitenblättern und Unterblättern ist in der Hüllregion fast völlig verschwunden. Ich fand an den weiblichen Geschlechtsästen 2—4 Blattkreise vor der Perianthbildung. Die ältesten Blätter sind bedeutend kleiner als die Blätter der Hauptsprosse, aber von länglicher Gestalt. Der Rand ist fast ungegliedert und die beiden Blattlappen sind kaum angedeutet. Die dem Perianth zunächst liegenden Hüllblätter werden größer und laufen in zwei spitze Blattlappen aus. Entsprechend der hypogonanth dreikantigen Gestalt des Perianths sind die Hüllblätter gekielt. Das Perianth ist zur Zeit der Befruchtung wenig gegliedert; auch am fertigen Perianth ist der Rand nur schwach gezähnt. Bei der Befruchtung ist das Perianth höchstens so hoch wie die Archegonien (das von mir untersuchte Material habe ich im November gesammelt; es wies nur abgestorbene oder noch nicht zur Reife gelangte Archegonien auf).

Lepidozia (Fig. 69—71).

Auch bei den *Lepidozia*-Arten entstehen die Archegonien an kurzen ventralen Sprossen, die aber, ähnlich wie bei *Cephalozia*, vor der Perianthbildung mehrere blattbildende Segmentumläufe ab-

gliedern. Es werden deshalb auch hier nach Bildung einiger kleiner Blättchen typische Hüllblätter gebildet. Das Perianth ist zur Zeit der Befruchtung noch ziemlich unentwickelt. Bei *Lepidozia reptans*, wo der Rand des fertigen Perianths nur wenig gegliedert ist, bildet es auch zur Zeit der Befruchtung nur eine niedrige schüsselförmige Hülle mit glattem Rand. Dasselbe gilt auch für *Lepidozia trichoclados*, wo der Perianthrand aber später zu einzellreihigen Fransen auswächst. Bei *Lepidozia setacea* dagegen, wo das fertige Perianth lange und schmale, einzellreihige Fransen trägt, ist auch schon

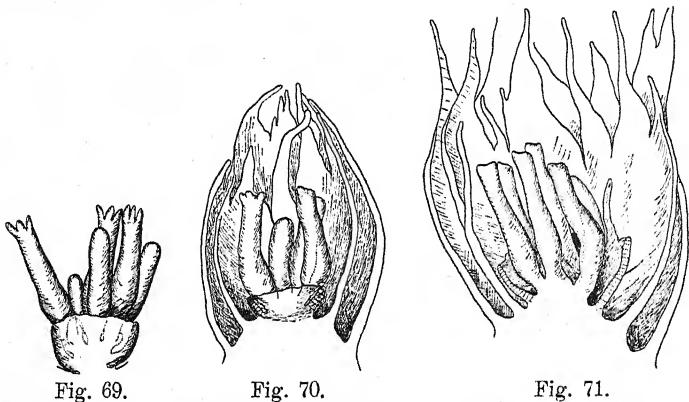


Fig. 69.

Fig. 70.

Fig. 71.

Fig. 69. *Lepidozia reptans*. Perianth mit befruchtungsfähigen Archegonien. Das Perianth ist noch sehr unentwickelt.

Fig. 70. *Lepidozia trichoclados*. Spitze eines weiblichen Geschlechtsastes mit befruchtungsfähigen Archegonien, halbiert. Die Archegonien sind umgeben von dem noch ganz unentwickelten Perianth und den Hüllblättern, die an der Spitze gewimpert sind.

Fig. 71. *Lepidozia setacea*. Spitze eines weiblichen Geschlechtsastes mit befruchtungsfähigen Archegonien, halbiert. Die Archegonien sind umgeben von dem Perianth, dessen Rand einzelne noch kurze Auswüchse trägt, und den bedeutend entwickelten, am Rande gewimperten Hüllblättern.

zur Zeit der Befruchtung der Perianthrand durch Zellreihen etwas gegliedert. Doch sind diese noch nicht so lang, daß sie für die Befruchtung irgendwelche Bedeutung haben könnten.

Die Figur bei MÜLLER (36, II, S. 286) ist nicht richtig: Auf dem Längsschnitt ist das junge Perianth übersehen und ein Hüllblatt, das allerdings einen stark gegliederten Rand hat, für das Perianth gehalten worden. Es wachsen also auch hier, wie wir es bei *Leptoscyphus* schon gesehen haben, die Fransen des Perianthrandes erst dann aus, wenn sie die ihnen oft zugesprochene Funktion bei der Übertragung der Spermatozoiden nicht mehr zu erfüllen haben. Die Hüllblätter sind bei *L. reptans* nur unbedeutend

gegliedert, bei *Lepidozia trichoclados* und vor allem bei *L. setacea* dagegen bedeutend gewimpert.

Pleuroschisma trilobatum (Fig. 72).

Pleuroschisma bildet ebenfalls kurze ventrale Geschlechtssprosse. Wie bei *Lepidozia reptans* ist auch hier das Perianth bei der Befruchtung noch sehr unentwickelt und völlig ungegliedert. Da der weibliche Geschlechtsast nur wenig Blätter bildet, sind die Hüllblätter kleiner als die Blätter des Hauptsprosses, die zur Zeit der Befruchtung den ganzen Geschlechtssproß überdecken. Doch sind die Hüllblätter etwas reicher gegliedert als die Laubblätter.



Fig. 72. *Pleuroschisma trilobatum*. Perianth mit fast reifen Archegonien. Das Perianth ist noch sehr unentwickelt.

Harpanthus Flotowianus (Fig. 73).

Bei *Harpanthus* ist der weibliche Geschlechtsast ein äußerst kurzer und reduzierter Sproß, der ventral am Hauptast entspringt. Das Perianth ist bei der Befruchtung noch sehr klein und hat einen ungegliederten Rand. Das fertige Perianth ist drei- bis fünfklappig; soviel ich nach dem mir zur Verfügung stehenden Material beurteilen kann, scheinen jedoch diese Lappen durch späteres Einreißen des Randes zustande zu kommen. Das Perianth ist umhüllt von kleinen Blättchen, die durchaus den Charakter von Jugendblättern tragen. Während die Blätter der Hauptsprosse nur schwach eingebuchtet sind, sind diese Blättchen tief zwei-, manchmal auch dreispaltig. Die knöspchenförmigen Geschlechtssprosse werden von den Blättern der Hauptsprosse überdacht. So kann den Archegonien leicht das am Substrat kapillar festgehaltene Wasser zugeführt werden.



Fig. 73. *Harpanthus Flotowianus*. Perianth mit befruchtungsfähigen Archegonien.

Fädige Paraphysen, die inner- und außerhalb des Perianths gelegentlich zu beobachten sind, dürften kaum irgendwelche Bedeutung haben. Besondere Einrichtungen zur Sicherung der Befruchtung und zum Festhalten von Wasser sind nicht erkennbar; bei der Lage der Archegonien zwischen den Blättern der Hauptsprosse und dem Substrat erscheinen solche Einrichtungen auch überflüssig.

Calypogeia und *Geocalyx* (Fig. 205—208).

Kleine Knöspchen bilden auch die archegonientragenden Geschlechtsäste der marsupiferen Gattungen *Calypogeia* und *Geocalyx*. Auch bei diesen beiden Gattungen liegen die Geschlechtsäste zwischen den Blättern der Hauptsprosse und dem Substrat. In dem dort festgehaltenen Wasser können die Spermatozoiden offenbar leicht zu den Archegonien gelangen. Bei beiden Gattungen fehlen Perianthien. Über die Entwicklung der weiblichen Geschlechtsäste siehe S. 149.

Madotheca platyphylla (Fig. 74—77).

Bei *Madotheca platyphylla* stehen die Archegonien am Ende seitlicher Geschlechtsäste, die nicht lang genug sind, um die Ausbildung großer Hüllblätter zu ermöglichen. Die Hüllblätter bleiben deshalb

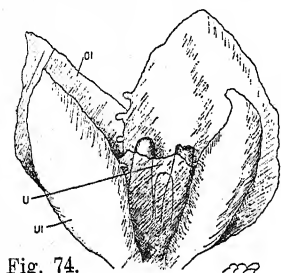


Fig. 74.

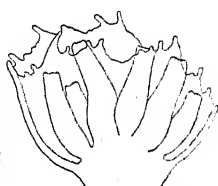


Fig. 77.



Fig. 75.

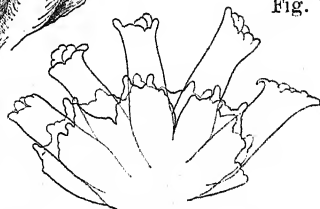


Fig. 76.

Fig. 74. *Madotheca platyphylla*. Weiblicher Geschlechtsast im Stadium der Befruchtung der Archegonien. Das Perianth ist verdeckt. Ol = Oberlappen, U = Unterlappen der Hüllblätter, U = Unterblatt, hinter dem die Archegonien erscheinen. An den Blatträndern einige Papillen.

Fig. 75. *Madotheca platyphylla*. Papille an einem jungen weiblichen Hüllblatt (aus Fig. 74).

Fig. 76. *Madotheca platyphylla*. Perianth mit befruchtungsfähigen Archegonien. Der Perianthrand ist nur wenig gegliedert. In der Mitte der Seitensegmente ist das Perianth tief eingeschnitten.

Fig. 77. *Madotheca platyphylla*. Ein etwas älteres Perianth als das in Fig. 76 dargestellte.

stets kleiner als die Blätter der Hauptsprosse. Doch wird der Größenunterschied zwischen Ober- und Unterlappen ver-

rringert. Die beiden Blattlappen werden spitzer als die der Laubblätter. Der Rand der Hüllblätter trägt eine Anzahl von Papillen. Der Größenunterschied zwischen Unterblättern und Seitenblättern ist gegenüber den vegetativen

Sprossen ebenfalls nicht mehr so groß. Das Perianth ist niedriger oder annähernd so hoch wie die reifen Archegonien; der Rand ist mit Papillen besetzt

und ziemlich unregel-

mäßig gestaltet. Die Stellen, wo die einzelnen Segmente aneinander grenzen, sind nicht mehr durch Einschnitte erkennbar. Dagegen sind an den Seiten des flachen Perianths, die dem Einschnitt zwischen

Ober- und Unterlappen der Blätter entsprechen, tiefere Einschnitte, die bei manchen jungen Perianthien bis fast zur Basis reichen. Auch das reife Perianth ist noch deutlich zweilippig, obwohl der Einschnitt später durch gleichmäßiges interkalares Wachstum an der Basis relativ verringert wird (vgl. *Radula*).

Die jungen weiblichen Geschlechtsäste sind von den Oberlappen der Blätter der relativen Hauptsprosse überdeckt. Bei Regen wird so das Wasser den Archegonien leicht in dem zwischen den Blättern und dem Substrat gebildeten Kapillarsystem zugeleitet, ähnlich wie wir es für *Radula* ausgeführt haben.

Schließlich seien noch die Jubuleen behandelt, die in der Gestaltung und Entwicklung des Perianths viele gemeinsame Züge aufweisen. Bei sämtlichen Jubuleen ist das Perianth zur Zeit der Befruchtung der äußerst langhalsigen Archegonien noch viel kürzer als diese. Angelegt wird es als einfacher Kragen ohne irgendwelche Gliederung des Randes. Die Randpartie des Perianths stellt schon früh ihr Wachstum ein, und das Perianth wächst nur in seinen unteren Partien weiter in die Höhe und in die Breite. Jene älteste, ihr Wachstum früh einstellende Partie des Perianths wird von dem unteren weiterwachsenden Teil als Kragen in die Höhe gehoben und bildet die für alle Jubuleen charakteristische, dem fertigen Perianth aufgesetzte Spitze (vgl. S. 19).

Frullania (Fig. 78—85).

Die Perianthentwicklung geht nach dem eben geschilderten Typ vor sich. Die Hüllblätter zeigen gegenüber den gewöhnlichen Blättern interessante Umbildungen. Zunächst sei die Hüllblattbildung bei *F. dilatata* besprochen. Die Oberlappen sind größer geworden und überdachen die an der Basis vom Perianth umgebenen Archegonien. Das Amphigastrium und die Unterlappen der Seitenblätter, sowie der Stylus auriculae haben sich stark in die Länge entwickelt. Die so entwickelten Blattzipfel der innersten Hüllblätter sind allerdings noch kürzer als die befruchtungsfähigen Archegonien; die nächstälteren noch ebenso ausgebildeten Hüllblattzipfel umgeben aber die Öffnung der Archegonien und kommen als Wasserfänger in Betracht.

Die Ausbildung der Hüllblätter zu langen Blattzipfeln dürfte das Aufsaugen des Wassers von der Unterlage und die Zuleitung zu den Archegonien erleichtern, wie GOEBEL dies schon für eine in Caraca gesammelte *Frullania*, bei der diese Streckung der Blattzipfel

5. APR 1963

204286^{4*}

noch ausgeprägter ist, angenommen hat (Org. II, S. 730). Daß es freilich auch anders ginge, dies anzunehmen, berechtigt uns die Beobachtung der Lejeuneen, bei denen, bei sonst ähnlichem Bau und ähnlicher Lebensweise, eine solche Entwicklung nicht stattfindet.

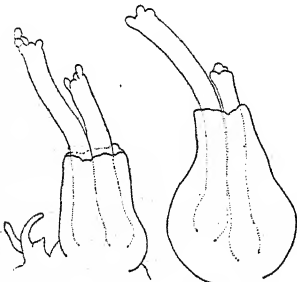


Fig. 78.

Fig. 79.

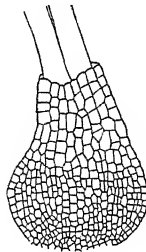


Fig. 80.

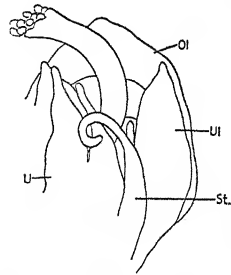


Fig. 81.

Fig. 78. *Frullania dilatata*. Perianth mit befruchtungsfähigen Archegonien. Links unten 2 Paraphysen.

Fig. 79. *Frullania dilatata*. Perianth mit befruchtungsfähigen Archegonien, etwas weiter entwickelt als das in Fig. 78 dargestellte.

Fig. 80. *Frullania dilatata*. Perianth im Stadium der Befruchtung der Archegonien. Der obere, engbleibende Teil des Perianths ist bereits fertig ausgebildet, nur der untere Teil wächst weiter.

Fig. 81. *Frullania dilatata*. Frei präparierte Spitze eines archegontragenden Sprosses. Der lange Archegonhals ragt weit aus den jüngsten Hüllblättern heraus. Das Perianth ist verdeckt. Es ist ausnahmsweise nur ein Archegonium entwickelt. Ol = Oberlappen, Ul = Unterlappen der Hüllblätter, St = Stylus auriculae, U = Hüllunterblatt.

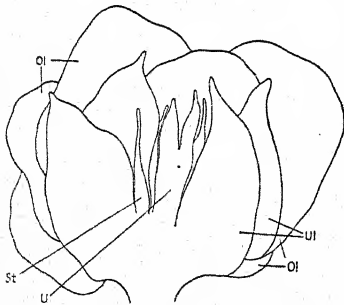


Fig. 82.



Fig. 83.

Fig. 82. *Frullania dilatata*. Frei präparierte Spitze eines archegontragenden Sprosses im Stadium der Befruchtung (die Spitze ist weniger weit frei präpariert als die in Fig. 81 dargestellte). Ol = Oberlappen, Ul = Unterlappen, St = Stylus der Hüllblätter, U = Hüllunterblatt.

Fig. 83. *Frullania dilatata*. Perianth mit Archegonien, zwei weibliche Hüllblätter und Hüllunterblatt, alles in derselben Vergrößerung.

F. Tamarisci zeigt gegenüber *F. dilatata* insofern eine interessante Abweichung, als an den Hüllblättern der Stylus nicht besonders entwickelt wird. Ober- und Unterlappen sind etwas gezähnt,

verhalten sich aber sonst in der Abweichung von der Gestaltung der Laubblätter ähnlich wie *F. dilatata*.

Während der Unterlappen der Laubblätter bei den *Frullania*-Arten ja bekanntlich zu einem „Wassersack“ umgebildet ist, wird der Unterlappen der Hüllblätter also flächig ausgebildet.

Zu der Annahme, daß die verschiedene Ausbildung des Stylus bei den verschiedenen *Frullania*-Arten zu verschiedenen Lebensbedingungen in Beziehung stünde, liegt kein Anlaß vor. Wohl mögen

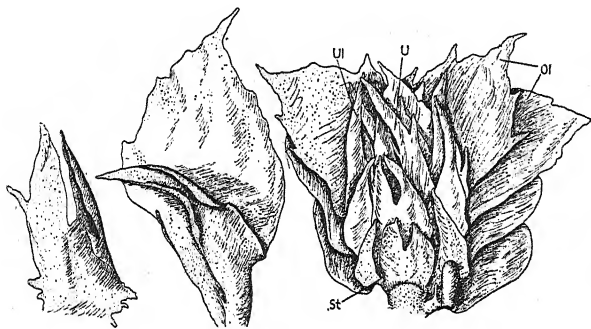


Fig. 85.

Fig. 84.

Fig. 84. *Frullania Tamarisci*. Spitze eines archegontragenden Astes von der Ventralseite. Ol = Oberlappen, Ul = Unterlappen, U = Unterblätter, St = Stylus. Der Unterlappen des ältesten der gezeichneten Blätter ist noch als Wassersack ausgebildet.

Fig. 85. *Frullania Tamarisci*. Hüllblatt und Hüllunterblatt an befruchtungsfähigen Archegonien. Der Stylus auriculae am Hüllblatt ist sehr klein.

für die als „Hängemoos“ lebende *Frullania caracana* solche „Wasserräger“ als nützlich erscheinen. Die verschiedene Ausbildung bei *F. dilatata* und *F. Tamarisci* läßt sich dagegen nicht irgendwie teleologisch verstehen. Die starke Entwicklung der Blattlappen bei *F. caracana* dürfte vielleicht kausal durch das üppige vegetative Wachstum dieses Moores in der feuchten Bergregion der Tropen bedingt sein, eine Beziehung, die auch für andere Gattungen in Betracht käme.

Bryopteris tenuicaulis (Fig. 86—88).

Auch bei *Bryopteris* beobachten wir dieselbe Streckung der Hüllblätter an den kurzen lateral am Hauptsproß entspringenden Geschlechtsästen. Während an den Laubblättern der Unterlappen verschwindend klein ist, wird er in der Hüllblattregion stark vergrößert und bildet ein schmales, langes, dornig gezähntes Gebilde. Auch der Oberlappen erscheint stark gestreckt und dornig gezähnt.

Dieselbe Änderung tritt am Amphigastrium ein: an den vegetativen Sprossen breit und ungeteilt, wird es an den Geschlechtssprossen lang und schmal mit zwei spitzen, dornig gezähnten Lappen. Auch

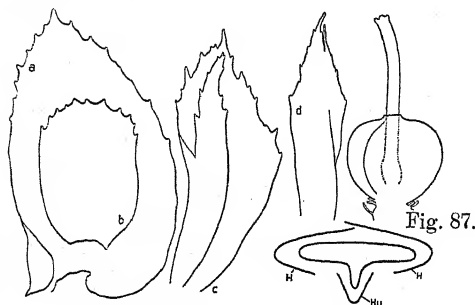


Fig. 86.

Fig. 88.

Fig. 86. *Bryopteris tenuicaulis*. a Laubblatt, b Unterblatt, c Hüllblatt, d Hüllunterblatt. Alles in derselben Vergrößerung.

Fig. 87. *Bryopteris tenuicaulis*. Perianth mit befruchtungsfähigem Archegonium. An der Basis des Perianths einige Paraphysen.

Fig. 88. *Bryopteris tenuicaulis*. Schematischer Querschnitt durch Perianth und Hüllblätter. H = Hüllblätter, Hu = Hüllunterblatt.

schon an den ältesten Blättern der Geschlechtsäste ist diese Tendenz der Streckung und Verminderung des Größenunterschiedes zwischen Ober- und Unterlappen zu beobachten, jedoch sind diese ältesten Blätter, in Übereinstimmung mit dem, was früher ausgeführt wurde (S. 41), viel kleiner.

Das Perianth ist auch hier bei der Befruchtung viel kürzer als das Archegonium. Jedoch ist es immerhin schon weiter entwickelt als das *Frullania*-Perianth im entsprechenden Stadium der Archegonentwicklung:

es ist schon deutlich dreikantig. Die Anordnung und die Form des Perianth-Querschnittes ist aus Fig. 88 ersichtlich.

Lejeunea cavifolia (Fig. 89 u. 90).

Auch bei *Lejeunea cavifolia* ist das Perianth zunächst ein einfacher Sack, aus dem das einzige Archegonium herausragt. An den Hüllblättern zeigt sich auch hier eine Streckung. Allerdings finden wir nicht die spitzen Fortsätze, wie wir sie bei *Frullania* gesehen haben. Da das Moos flach und angepreßt kriecht, wird auch hier das Wasser zwischen den Blättern und der Unterlage festgehalten und kann so leicht zu dem von älteren Blattoberlappen überdachten Archegonium gelangen. Der häufige Erfolg der Befruchtung zeigt, daß die Übertragung der Spermatozoiden auch ohne besondere Fortsätze der Hüllblätter leicht möglich ist.



Fig. 89.

Fig. 90.

Fig. 89. *Lejeunea cavifolia*. Perianth mit befruchtungsfähigen Archegonien.

Fig. 90. *Lejeunea cavifolia*. Hüllblatt, Hüllunterblatt und Perianth mit befruchtungsfähigem Archegonium, alles in derselben Vergrößerung.

Drepanolejeunea quinquerradiata GOEBEL (Fig. 91—93).

Bei dieser kürzlich von GOEBEL beschriebenen Art hat das fertige Perianth fünf hornartige Fortsätze (13, S. 23). Am Perianth mit befruchtungsfähigem Archegonium sind nur fünf schwache Ausbeulungen, an denen reiche Zellteilungen stattfinden, wahrzunehmen. Durch diese reichen Zellvermehrungen an fünf begrenzten Stellen des Perianths wachsen die fünf so charakteristischen hohlen Hörner aus. Die Hüllblätter sind an der Basis rings zusammenhängend, an der Dorsalseite häufig auch getrennt. Die Seitenblätter dieser Hülle sind tief geteilt in zwei ungefähr gleich große Lappen, während das Hüllunterblatt geringer eingeschnitten ist. Diese Hüllblattähle bildet ein weit offenes glockenförmiges Gebilde, an dessen Grund das weit aus dem Perianth schauende Archegonium sitzt. Wasser kann in der Glocke festgehalten und dem Archegonium zugeführt werden.

Anmerkung: Bei meinem Material fand ich auch die bisher unbekannten Antheridien. Die Art ist diandrisch.

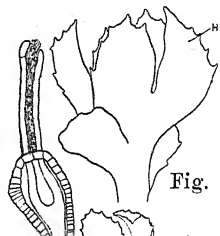


Fig. 91.



Fig. 93.

Fig. 91. *Drepanolejeunea quinquerradiata* GOEBEL. Perianth mit befruchtungsfähigem Archegonium. Links am Perianth eine Stelle stärkerer Zellteilungen, die zu einem der fünf Hörner des fertigen Perianths auswächst.

Fig. 92. *Drepanolejeunea quinquerradiata* GOEBEL. Spitze eines archegontragenden Sprosses im Stadium der Befruchtung, frei präpariert. H = Hüllblätter, die eine rings geschlossene Hülle um das Perianth bilden, die älteren Blätter des Sprosses sind kleiner und frei.

Fig. 93. *Drepanolejeunea quinquerradiata* GOEBEL. Die durch gemeinsames Auswachsen der Hüllblätter gebildete Hülle, ausgebreitet. Zum Vergleich der Größe das dazugehörige Perianth mit befruchtungsfähigem Archegonium.

3. Kapitel: Die biologische Bedeutung der Perianth- und Hüllblattbildung.

Es kam uns darauf an, an Beispielen allgemeine Gesetzmäßigkeiten in Gestalt und Entwicklung der den Archegonien benachbarten blattartigen Segmentauswüchse zu zeigen. Überblicken wir die Untersuchungsergebnisse, so können wir in der Gestaltung dieser Segmentauswüchse deutlich vier Tendenzen erkennen, die bei den einzelnen Formen je nach der inneren Konstitution mehr oder weniger realisiert sind. Diese sind:

1. eine Tendenz zu gemeinsamem Auswachsen der drei Segmente eines Umlaufes, so daß ringszusammenhängende Hüllen entstehen;
2. eine Tendenz zur Vergrößerung der Blattflächen, d. h. der über die Oberfläche des Stämmchens sich erhebenden Segmentauswüchse;
3. eine Tendenz zum Radiärwerden der Sprosse, d. h. eine Verringerung der Größenunterschiede zwischen Seiten- und Unterblättern, sowie zwischen verschiedenen Blattlappen, und
4. eine Tendenz zu reicherer Gliederung des Randes dieser Segmentauswüchse ¹⁾.

Außerdem finden wir häufig Papillenbildung an den Hüllorganen. Auch auf das häufige Auftreten von Paraphysen und Paraphyllien an der Spitze archegontragender Sprosse wäre hinzuweisen.

Zwei Fragen sind hier von besonderem Interesse:

1. Was ist die Ursache der vier genannten, in der Nähe der Archegonien auftretenden, vom gewöhnlich Blattwachstum abweichenden Erscheinungen in der Ausbildung der Segmentauswüchse?
2. Lassen sich in der andersgearteten Ausbildung dieser Segmentauswüchse irgendwelche Beziehungen zu ihrer Funktion oder zu den Lebensbedingungen der Pflanzen finden und inwieweit ist dieser abweichenden Ausbildung eine „Zweckmäßigkeit“ beizumessen?

Die erste Frage wurde im Rahmen dieser Arbeit nicht untersucht. Es fehlen hierzu bis heute auch noch irgendwelche Anhaltspunkte. Als mögliche Ursachen kämen in Betracht die Hemmung des Wachstums des Sprosses und eine damit und mit der Archegonbildung zusammenhängende Änderung in der Qualität oder Quantität der Stoffzuführung (vgl. Org. II, S. 850 u. 851). Vielleicht können

¹⁾ Es ist wohl kaum notwendig darauf hinzuweisen, daß diese vier Tendenzen nicht bei allen Formen gleichmäßig in Erscheinung treten: es gibt perianthlose Formen, wo also die Segmente nicht gemeinsam ausgewachsen sind (wohl stets als rückgebildet zu betrachten), ferner solche, wo bei den den Archegonien nächstgelegenen Blättern keine Vergrößerung der Blattfläche eintritt (es wurde auf die Beziehung dieser Erscheinung zum Vorkommen an verkürzten Nebensprossen hingewiesen), weiter ist das Radiärwerden häufig nur wenig durchgeführt (viele Formen ohne Hüllunterblätter), und endlich gibt es Perianthien, deren Randgliederung geringer ist als die der Blätter (*Ptilidium*), oder Formen, bei denen auch an den Hüllblättern keine Gliederung auftritt.

experimentelle Untersuchungen zu einer Klärung dieser Fragen beitragen.

Für die zweite der hier umrissenen Fragen wurden eine Reihe vergleichender und experimenteller Untersuchungen ausgeführt, die freilich noch nicht mehr geben können als einige Anhaltspunkte für eine spätere endgültige Beantwortung des Problems. Auch ist bis heute meines Erachtens die rein gedankliche Seite noch nicht genügend herausgearbeitet worden.

Zwei verschiedene Organe sind es ja, wie S. 20 schon angedeutet wurde, zu denen Perianth und Hüllblätter eine Beziehung haben müssen: die Archegonien und der sich entwickelnde Embryo. Die Beziehungen dieser beiden Organe zur Umwelt sind verschieden. Während das befruchtungsfähige Archegonium von außen Spermatozoiden zugeführt bekommen muß, entwickelt sich der Embryo, ohne mit der Außenwelt, abgesehen von einem wahrscheinlich notwendigen Luftzutritt, in irgendeiner ähnlichen Verbindung stehen zu müssen. Wir müssen deshalb, wollen wir die Funktion der Perianthien und Hüllblätter betrachten, sie stets in Beziehung bringen zu den zweierlei von ihnen umgebenen Organen. Durch die Vermengung dieser beiden Seiten der Funktion der Hüllen wurde schon mancher Wirrwarr angerichtet. Auch sind die oben beschriebenen verschiedenartigen Unterschiede in der Gestaltung der Hüllorgane gegenüber der der Laubblätter scharf auseinanderzuhalten, und für jeden der vier Gestaltungsunterschiede ist der dadurch bewirkte Leistungsunterschied gegenüber der gewöhnlichen laubblattartigen Ausbildung zu untersuchen.

Die Bezeichnung Perianth oder Kelch (calyx) ist von den Phanerogamen auf die Lebermoose übertragen, wohl deshalb, weil man früher glaubte, das so benannte Organ der Lebermoose habe, wie bei den Phanerogamen, die Aufgabe, die Geschlechtsorgane, d. h. die (natürlich nicht homologen) Archegonien in ihren jüngeren Entwicklungsstadien zu schützen. Wie wir aus der Entwicklung gesehen haben, kommt ihm diese Aufgabe nicht zu, weil es zur Zeit, da die Archegonien entstehen, ja noch ganz unentwickelt ist. Auch die besondere Gestaltung der Hüllblätter kann nicht dazu in Beziehung gebracht werden, weil auch diese noch so unentwickelt sind, daß gerade ihre charakteristischen Unterschiede von den Laubblättern, die zum Schutz der jüngsten Archegonanlagen übrigens allein in Betracht kommen können, noch gar nicht in Erscheinung getreten sind. Eine Beziehung dieser Hüllorgane kann also erst zu den befruchtungsfähigen Archegonien gesucht werden. Untersuchen

wir also zunächst die oben angedeuteten vier Gestaltungstendenzen in der Hüllblattentwicklung in ihrer Beziehung zu den befruchtungsfähigen Archegonien. Ein Vorteil der Bildung rings geschlossener Hüllen ist in diesem Stadium nicht einzusehen. In Betracht käme wohl nur eine Schutzfunktion. Diese ist aber, wie wir für die oben angeführten jüngeren Stadien ausgeführt haben, durch die Umhüllung durch die älteren Blätter gewährleistet. Das Perianth ist noch so klein, daß es überhaupt noch keine Schutzfunktion, die über die der älteren Blätter hinausginge, haben kann. Eine solche müßte wohl, wenn die hier zu untersuchende Eigenschaft der Bildung rings geschlossener Hüllen eine Steigerung des Schutzes bewirken sollte, in einem Abschluß nach außen bestehen. Ein solcher Abschluß nach außen kommt aber in diesem Stadium noch nicht in Frage, da das Perianth noch so niedrig ist, daß die Archegonien von diesen Hüllen nicht nach außen abgeschlossen werden, auch gar nicht abgeschlossen werden dürfen, da ja das spermatozoidhaltige Wasser zu den Archegonien gelangen muß. Ein Schutz der Archegonien muß also auf andere Weise erreicht werden, durch Hüllorgane, die den Zutritt von Wasser zu den Archegonien ermöglichen. Als solche dienen die das Perianth umgebenden freien Blätter. Besonders empfindlich scheinen die Archegonien gegen Austrocknung zu sein, und die Bedeutung der Hüllblätter für den Schutz der Archegonien geht aus folgendem einfachen Experiment deutlich hervor. Präpariert man von einem weiblichen Geschlechtssproß (ausgeführt wurde der Versuch mit *Lophocolea heterophylla*) die Hüllblätter um die befruchtungsfähigen Archegonien weg und legt den Sproß im Zimmer frei, so sind schon nach einer halben Stunde die Archegonien geschrumpft und eingetrocknet. Ein ebenfalls freiliegender weiblicher Sproßgipfel, dem die Blätter belassen wurden, hat nach derselben Zeit noch vollkommen frische Archegonien. Bei Trockenheit legen sich die Blätter eng um die Archegonien und halten diese dadurch lange frisch. — Die Eigentümlichkeit der Bildung geschlossener Hüllen hat also für die Archegonien keine Bedeutung. Im Gegenteil, sie muß soweit hintangehalten sein, daß die Befruchtung nicht durch Verhinderung der Wasserzufuhr unmöglich gemacht wird. Eine raschere Entwicklung des Perianths ist deshalb nur bei den Formen möglich, wo das Perianth oben weit offen ist, wie bei *Lophocolea*, *Chiloscyphus*, *Plagiochila*, *Scapania* u. a. Bei diesen Formen kann das Perianth die Höhe der befruchtungsfähigen Archegonien ein Stück übertreffen, ohne daß dadurch, bei der weiten Öffnung des Perianths, die Wasserzufuhr zu den Archegonien zu sehr behindert

wäre. Tatsächlich sehen wir auch bei diesen Formen das Perianth sich rasch entwickeln, und bei *Scapania aequiloba* z. B. haben wir ja gesehen, daß es bei Öffnung der ältesten Archegonien noch viel kürzer ist als diese, aber diese schon um ein Mehrfaches überragen kann, wenn der größte Teil der Archegonien geöffnet ist (S. 27, Fig. 22). Trotzdem kann hier Wasser, wie man sich durch einen Versuch mit einer Farblösung leicht überzeugt, noch zu den Archegonien gelangen. Erst wenn das Perianth noch weiter gewachsen ist, wird eine Luftblase auch im *Scapania*-Perianth festgehalten, die nun ein Eindringen von Wasser zunächst verhindert. In diesen Fällen einer rascheren Perianthentwicklung wird vielleicht die Perianthbildung auch in der Weise ausgenützt, daß durch das Perianth das Abgeschwemmtwerden des spermatozoidhaltigen, in das Perianth eingedrungenen Wassers erschwert oder verhindert wird. Wir werden für *Chiloscyphus aselliformis* dies noch näher ausführen und die Lacinienbildung dazu in Beziehung bringen. Bei Formen mit enger Öffnung, z. B. bei den Jubuleen, darf das Perianth die befruchtungsfähigen Archegonien nicht überragen, da sonst die Befruchtung wegen des Wasserabschlusses unmöglich gemacht wäre¹⁾.

Die Vergrößerung der Blattflächen kommt für die Archegonien noch nicht in Frage, weil gerade die Hüllblätter, die später größer werden, in diesem Stadium noch nicht ausgewachsen sind und selten schon etwas größer, meist aber noch bedeutend kleiner sind als die Laubblätter.

Auch das Radiärwerden der Sprosse, die Vergrößerung der Unterblätter und den Ausgleich der Größenunterschiede der Blattlappen kann ich nicht für funktionell bedeutungsvoll für die Archegonien halten.

Näher befassen müssen wir uns mit der Erscheinung der reicheren Gliederung der Hüllblätter und des Perianths.

Schon bei Besprechung der Perianth- und Hüllblattgestaltung der einzelnen untersuchten Formen habe ich verschiedentlich darauf hingewiesen, daß durch eine reichere Gliederung die Kapillarität, das Wasser-Ansaugen und -Festhalten verstärkt und das Eindringen der Spermatozoiden nach den Archegonien hin erleichtert wird.

¹⁾ Während die archegonientragenden Sproßspitzen dem Wasser zum Zweck der Befruchtung zugänglich sein müssen, dürfte der Scheitel der vegetativen Sprosse durch die ihn dicht umhüllenden jüngsten Blätter, häufig auch durch Schleimbildung, gegen die Einwirkung des Wassers geschützt sein. Auf Längsschnitten durch die Spitze vegetativer Sprosse erkennt man, daß die jungen Blattanlagen alle dicht zusammenschließen und so die Scheitelzelle schützen.

Diese Erscheinung war es ja auch, für die GOEBEL des öfteren die Vermutung ausgesprochen hat, daß es sich hier um Bildung von Wasserfängern zur Sicherung der Befruchtung handle. Um die Rolle dieser Bildungen bei der Befruchtung besser beurteilen zu können, sollten wir uns zunächst über die Art der Übertragung der Spermatozoiden von den Antheridien auf die Archegonien klar werden.

Diese Frage ist jedoch keineswegs sichergestellt. Wir wissen nur, daß für die Übertragung die Gegenwart von Wasser erforderlich ist. Ob sie aber etwa durch spritzende Tropfen oder durch kapillare Fortbewegung des Wassers im Rasen und an den Stämmchen oder auf andere Weise erfolgt, ist nicht mit Sicherheit festgestellt. Für *Marchantia* hat GOEBEL wohl mit Recht eine Übertragung durch spritzende Tropfen angenommen (Org. II, S. 826). Für die foliosen Jungermaniaceen erscheint mir eine solche Annahme aber höchst unwahrscheinlich. Denn zunächst liegen die Antheridien nicht frei, sondern von einem Blatt bedeckt, so daß von hier die Spermatozoiden nicht direkt abspritzen können. Ich glaube deshalb auch, daß eine explosive Entleerung der Antheridien, wie GOEBEL sie bei *Frullania* beobachtete (9, S. 341) für foliose Jungermaniaceen kaum eine Bedeutung haben kann. Sodann zeigt die Beobachtung, daß Wasser an den Stämmchen und in den Rasen leicht fortgesogen wird. Daß natürlich auch gelegentlich durch auffallende Regentropfen Spermatozoiden verspritzt werden, soll nicht bestritten werden. Aber in der Hauptsache wird doch die Übertragung der Spermatozoiden durch Bewegung und Diffusion in dem in den Rasen zwischen den einzelnen Pflänzchen gebildeten kapillaren Wassersystem geschehen ¹⁾.

Die meisten foliosen Jungermaniaceen wachsen ja auch tatsächlich in ziemlich dichten Rasen, wo der Wasserleitung keinerlei Schwierigkeit im Wege steht. Seite 32 ist für *Lophozia incisa* gezeigt worden, wie leicht sich ein solcher Rasen mit Wasser voll-

¹⁾ GOEBEL (9, S. 341) beobachtete, daß an kleinen Tieren, die zwischen den Moosrasen leben, gelegentlich Antheridienschleim haftete und vermutet deshalb eine Mitwirkung dieser Tiere bei der Übertragung der Spermatozoiden. Freilich kann eine solche auf diese Weise gelegentlich erfolgen, doch dürfte es sich dabei doch wohl um Ausnahmefälle handeln, denen keine größere Bedeutung für die Sicherung der Befruchtung zukommt.

HARVEY-GIBSON und MILLER-BROWN haben übrigens neuerdings diese Annahme einer Übertragung durch Tiere wieder aufgegriffen. Bis heute ist jedoch nur eine vorläufige Mitteilung über ihre Beobachtungen bei *Polytrichum commune* erschienen, wo sie an Archegonien und Antheridien Insekten (Collembola, Cicadidae u. a.) beobachteten, die spermatozoidhaltigen Schleim an sich haften hatten (18).

saugt und wie auf diese Weise kapillare Leitungsbahnen für die Bewegung der Spermatozoiden hergestellt werden. Bei der Mehrzahl der Formen liegen die Verhältnisse ähnlich.

Schwieriger wird die Wasserzuleitung natürlich bei den nicht gerade zahlreichen Formen, die in hohen lockeren Rasen wachsen und bei denen die Archegonien an der Spitze der Hauptsprosse stehen. *Plagiochila asplenoides* und *Scapania aequiloba*, sowie andere *Scapania*- und *Lophozia*-Arten liefern dafür Beispiele aus unserer Flora. Hier muß teilweise das Wasser bis zu einem gewissen Grad an den einzelnen Stämmchen hochgesogen werden. Daß auch dies tatsächlich möglich ist, davon kann man sich leicht überzeugen, wenn man einzelne Stämmchen — der Versuch wurde mit *Leptoscyphus Taylora* ausgeführt — in eine Farblösung (Safranin) stellt. Die zunächst trockenen Pflänzchen erscheinen bald bis zum Sproßgipfel deutlich benetzt, indem besonders zwischen dem Rhizoidenfilz und den Blattbasen das Wasser kapillar nach oben geleitet wird. Allerdings ist die Kapillarwirkung so fein, daß die Farblösung dabei adsorbiert wird und das Wasser an den Sproßspitzen ungefärbt erscheint. Freilich wachsen ja die *Leptoscyphus*-Rasen im allgemeinen so dicht, daß das Wasser auch durch Vollsaugen des Rasens zu den Archegonien geleitet werden kann. Bei *Plagiochila asplenoides* ist die Leitung des Wassers an den einzelnen Stämmchen noch schwieriger, weil die älteren Blätter lockerer stehen und auch die Rhizoiden viel spärlicher entwickelt sind. Doch diffundieren auch hier kleine Partikelchen am Stämmchen hinauf, wenn dieses benetzt ist; dies ist aber bei der Befruchtung, die ja nur bei oder nach Regen erfolgen kann, stets der Fall. Um dieses Hinaufdiffundieren zu zeigen, stellt man ein zuerst benetztes *Plagiochila*-Stämmchen in verdünnte chinesische Tusche. Nach einiger Zeit kann man überall am Stämmchen und zwischen den Blättchen der Endknospe die Tusche-partikelchen sehen. Jedoch sind meistens auch die *Plagiochila*-Rasen dicht genug um das Wasser im Rasen zwischen den einzelnen Stämmchen kapillar zu den Archegonien hochzuleiten. Nur zu den äußersten Sproßspitzen muß das Wasser häufig durch die Kapillarität des Einzelstämmchens gelangen, was dort aber, bei der dichteren Blattstellung, wiederum erleichtert ist. Jedoch bin ich davon überzeugt, daß die Übertragung der Spermatozoiden in solchen lockeren Rasen gegenüber den flachen und festen Rasen der meisten Formen erschwert ist.

Es dürfte wohl mit dieser Erschwerung der Übertragung der Spermatozoiden zusammenhängen, daß bei den genannten Formen

— meine Untersuchungen richteten sich vor allem auf *Plagiochila asplenioides* — auch bei Anwesenheit männlicher Pflanzen zwischen Sprossen mit befruchteten Archegonien sich meist auch steril gebliebene weibliche Sprosse finden. Bei *Leptoscyphus Taylori* und *Scapania aequiloba* machte ich dieselbe Erfahrung. Bei niederliegend wachsenden Formen trifft man dagegen meist entweder alle weiblichen Sprosse befruchtet oder, wenn keine männlichen Pflanzen da sind, gar keine. Verhältnismäßig selten finden sich hier unbefruchtet gebliebene Archegoniengruppen zwischen Pflanzen mit Embryonen.

Abgesehen von der Untersuchung der Bildung kapillarer Systeme an den *Plagiochila*-Pflanzen versuchte ich durch weitere Beobachtungen die Bedingungen für die Übertragung der Spermatozoiden zu erforschen. Zunächst kultivierte ich im Juli 1929 in einer Tonschale unter einer Glasglocke weibliche Pflanzen mit befruchtungsfähigen Archegonien aus Rasen, in denen keine männlichen Pflanzen wuchsen, zusammen mit männlichen Pflanzen von einem anderen Standort mit reifen Antheridien, in denen ich bewegliche Spermatozoiden nachwies. In einer anderen Schale kultivierte ich ebenso männliche und weibliche Pflanzen zusammen. Die Pflanzen der ersten Schale wurden von oben mit der Brause begossen, die der zweiten Schale bekamen nur Wasser in die Schale gegossen, ohne daß die Pflanzen besprengt wurden. Es sollte versucht werden, ob in dem Befruchtungserfolg zwischen den von oben begossenen Pflanzen und denen, die nur die Möglichkeit hatten, Wasser von unten aufzusaugen, ein Unterschied festzustellen ist. Bei den ersteren wäre eine Spritzwirkung in Betracht gekommen, während in der zweiten Schale nur durch kapillares Aufsteigen eine Übertragung von Spermatozoiden hätte erfolgen können. Leider mißlang eine Befruchtung in beiden Fällen: Am 7. September waren keine Embryonen zu finden. Vielleicht waren die Spermatozoiden in ungünstigeren Lebensbedingungen nicht lebensfähig. Inzwischen war die Zeit der Game tangienreife vorüber, so daß ich den Versuch nicht mehr wiederholen konnte. Doch hoffe ich in einer anderen Vegetationsperiode solche Versuche unter veränderten äußeren Bedingungen wieder ansetzen zu können.

Durch Beobachtungen an natürlichen Standorten von *Plagiochila asplenioides* versuchte ich nun Anhaltspunkte zu bekommen für die Art der Spermatozoidenübertragung. An mehreren Standorten beobachtete ich, daß Embryonen nur in mehr oder weniger geeigneten Rasen sich fanden, wo männliche Pflanzen über den Embryonen

nachgewiesen werden konnten ¹⁾. Ich möchte deshalb eine Mitwirkung des zwischen den Pflänzchen herabrieselnden Regenwassers annehmen. Die Sproßspitzen, auch die archegontragenden, sind bei *Plagiochila* stets von der Richtung des Stämmchens nach der Ventralseite hin unter einem Winkel von ungefähr 90° abgebogen. Es ist nun auffallend, daß diese Sproßspitzen in einem auf geneigter Unterlage wachsenden Rasen stets alle nach einer Seite hin gerichtet sind, und zwar vom Hang weggekehrt. Die Ursachen dieses Wachstums sind nicht bekannt. Die einzelnen Pflanzen wachsen also alle so, daß ihre Dorsalseite hangaufwärts, ihre Ventralseite hangabwärts gerichtet ist. Vielleicht hat diese Erscheinung für die Befruchtung insofern eine gewisse Bedeutung, als dadurch das in den Rasen herabrieselnde Regenwasser, das von weiter oben wachsenden männlichen Pflanzen Spermatozoiden mitführen kann, sich leichter an den Blättern an den Sproßspitzen sammelt und dort festgehalten wird. Es wäre möglich, daß meine Befruchtungsversuche auch deshalb mißlungen sind, weil sie in horizontalen Schalen durchgeführt wurden, wo kein Wasser abrinnen konnte. Nur durch auf Grundlage von Beobachtungen in der Natur angesetzte experimentelle Untersuchungen, die nicht im Rahmen dieser, hauptsächlich die morphologischen Verhältnisse berücksichtigenden Arbeit lagen, können Einzelheiten der hier aufgerollten Fragen beantwortet werden.

Ich möchte hier auch anführen, daß ich Archegonien und Embryonen nur in solchen *Plagiochila*-Rasen fand, die verhältnismäßig flach und dicht waren (f. minor), nicht aber bei den großen hygrophilen Formen.

Wenn die Spermatozoiden in die Nähe der Archegonien gekommen sind, werden sie bekanntlich chemotaktisch angezogen.

Es dürfte wohl keinem Zweifel unterliegen, daß die Spermatozoiden aller Lebermoose chemotaktisch reizbar sind, und daß die Archegonien die auf die Spermatozoiden chemotaktisch wirksamen Stoffe abscheiden. Für *Marchantia* hat dies STRASSBURGER zuerst nachgewiesen (56, S. 822; 57, S. 409), nachdem schon HOFMEISTER beobachtet hatte, daß die Spermatozoiden in die Archegonien eindringen (19). PFEFFER hat für *Radula complanata* dieselbe Chemotaxis nachgewiesen (39, S. 434). Es liegt nun kein Grund

¹⁾ GOEBEL (9, S. 341) gibt auch schon von *Frullania dilatata* an, daß dort, wo Embryonen gebildet werden, männliche Pflanzen über den weiblichen wachsen, so daß die Spermatozoiden durch herabrinnendes Regenwasser übertragen werden können.

vor, dasselbe nicht auch für die übrigen Jungermaniaceen anzunehmen. Von den weiteren Untersuchungen interessiert uns nur noch, daß LIDFORSS (29, S. 65) als den chemotaktisch wirksamen Stoff Proteinstoffe nachgewiesen hat¹⁾.

Wie weit die chemotaktische Wirksamkeit der Archegonien reicht, darüber ist nichts bekannt. Es ist aber wohl anzunehmen, daß die Spermatozoiden erst dann in den Bereich der Chemotaxis kommen, wenn sie in die Kapillarräume innerhalb der Hüllblätter gelangt sind, da Proteinstoffe nur langsam diffundieren. Bis dahin wird also ihre Bewegung rein zufällig sein, sofern nicht die von LIDFORSS (l. c.) und ÅKERMAN festgestellte Ärotaxis und eine vielleicht vorhandene, aber noch nicht nachgewiesene negative Geotaxis ein Aufsteigen an den Stämmchen bewirkt. Diese Taxien kämen auch in Betracht bei niederliegend wachsenden Formen, bei denen aber die Sproßspitzen mit den Archegonien kurz aufgerichtet sind.

Aus dieser allgemeinen Betrachtung über den Vorgang der Übertragung der Spermatozoiden geht, trotz der Unzulänglichkeit unserer heutigen Kenntnisse, doch hervor, welche Aufgaben den Hüllorganen um die Archegonien bei der Übertragung der Spermatozoiden zukommen können. Es kann keinem Zweifel unterliegen, daß sie so gebaut sein müssen, daß zwischen ihnen kapillare Räume entstehen, die eine Wasserzuleitung zu den Archegonien ermöglichen. Diese Wasserzuleitung muß aber auch schon durch die gewöhnliche Ausbildung der Stämmchen ermöglicht sein. Für die Hüllorgane kommen aber noch zwei Faktoren in Betracht: 1. sollen die Spermatozoiden leicht zu den Archegonien gelangen können, die ja vom Perianth und den Hüllblättern umschlossen sind; 2. dürfen die einmal in die Nähe der Archegonien gelangten Spermatozoiden nicht wieder aus dem Bereich der chemotaktisch wirksamen Stoffe fortgeschwemmt werden, ohne daß eine Befruchtung hätte eintreten können. Auch die von den Archegonien gebildeten chemotaktisch wirksamen Stoffe dürfen nicht weggeschwemmt werden, sondern sollen von den Archegonien aus allmählich nach außen diffundieren, damit von den Archegonien aus ein allmähliches Konzentrationsgefälle nach außen entsteht. In der Erfüllung dieser Faktoren scheint mir der wichtigste Punkt der Funktion der Hüllblätter und zum Teil auch der Perianthien für den Befruchtungsvorgang zu liegen. Die beiden genannten Aufgaben würden aber durch eine gerade entgegengesetzte

¹⁾ ÅKERMAN (59, S. 94) findet außerdem verschiedene Salze (Kalium-, Rubidium-, Cäsiumsalze) als chemotaktisch wirksam auf *Marchantia*-Spermatozoiden.

Ausbildung offenbar am besten erfüllt: Der Zutritt der Spermatozoiden zu den Archegonien könnte natürlich dann am leichtesten erfolgen, wenn diese frei an der Spitze eines Stämmchens stehen würden, ohne von Hüllorganen rings umgeben zu sein. Das Festhalten einmal eingedrungenen Wassers wäre aber am besten zu ermöglichen durch enge, ringsgeschlossene Hüllen, etwa von der Gestalt eines fertigen Jubuleenperianths. Diese beiden extremen Ausbildungsformen sind natürlich für die Durchführung der Befruchtung unmöglich: Im ersten Falle wären die Archegonien zu ungeschützt und sie würden vertrocknen, worauf Seite 58 schon hingewiesen wurde. Sodann könnte das Wasser überhaupt kaum zu ihnen kapillar hingeleitet werden, und endlich würden durch Regentropfen die dorthin gelangten Spermatozoiden und die chemotaktisch wirksamen Stoffe ohne weiteres weggeschwemmt werden. Im zweiten Falle dagegen könnte das Wasser überhaupt nicht oder doch viel zu langsam zu den Archegonien dringen und die Spermatozoiden kaum hereingelangen. Zur Ermöglichung der Befruchtung müssen Mittelwege eingeschlagen werden, die einerseits das Eindringen von Wasser und das Durchdiffundieren von Spermatozoiden nicht zu sehr behindern, andererseits aber auch das spermatozoidhaltige Wasser und die Sekrete der Archegonien vor dem Abgeschwemmtwerden schützen. Es leuchtet ein, daß reichgegliederte, tiefgeteilte Hüllorgane einer gleichzeitigen Erfüllung beider Forderungen am besten entsprechen, und durch einfache Versuche mit verdünnter chinesischer Tusche läßt sich die Richtigkeit dieser Überlegungen leicht beweisen.

Durch die die Archegonien umschließenden Hüllblätter und durch schon bedeutend entwickelte Perianthien wird das Eindringen nach den Archegonien hin erschwert. Je weniger die Hüllblätter geteilt sind, desto geringer ist auch die Möglichkeit des Eindringens, desto weniger Spermatozoiden werden zwischen den Hüllblättern in gleichen Zeiten durchkönnen. Bei reich und tief geteilten Hüllblättern sind viel mehr Stellen da, an denen die Spermatozoiden durchgelangen können. Man überzeugt sich davon, indem man ein benetztes, archegontragendes Stämmchen von *Plagiochila asplenoides* (mit ungeteilten Blättern) und ein solches von *Ptilidium pulcherrimum* (mit tief geteilten und reich gegliederten Blättern) in verdünnte Tusche legt. Bei *Ptilidium* sind sehr bald viele Tuschekörnchen bei den Archegonien zu finden, während bei *Plagiochila* das Hereindiffundieren der Tuscheaufschwemmung viel langsamer erfolgt. Die Fähigkeit des Festhaltens von in Wasser aufgeschwemmten Partikelchen unter-

suchen wir auf die Weise, daß wir archegontragende Sprosse der zu untersuchenden Pflanzen, die längere Zeit in verdünnter Tusche gelegen haben, mit der Pinzette fassen und Wassertropfen auf die Sprosse fallen lassen. Durch Vergleich von *Plagiochila* und *Ptilidium* finden wir, daß in beiden Fällen zwischen den an der Sproßspitze zusammenneigenden Hüllblättern die Tuschepartikelchen gut festgehalten werden.

Leichtes Eindringen und gleichzeitiges Festhalten der Flüssigkeiten und darin aufgeschwemmter Partikelchen wird also durch tiefgeteilte und reichgegliederte Hüllorgane am besten gewährleistet. Es wurde deshalb schon für *Mastigophora dicladus* (S. 43) darauf hingewiesen, daß die sich dort findende Zerteilung von Perianth und Hüllblättern in lange schmale Lappen einen Idealfall in befruchtungsbiologischer Hinsicht darstellt. Das Perianth ist zwar schon bedeutend entwickelt, durch seine Aufteilung in schmale Lappen stellt es aber kein bedeutendes Hindernis für das Eindringen der Spermatozoiden dar; dagegen wirkt es beim Festhalten des Wassers in ausgezeichneter Weise mit.

Wenn wir zu dem Schlusse gekommen sind, daß reich gegliederte Hüllorgane tatsächlich ihre Funktionen bei der Übertragung der Spermatozoiden am besten erfüllen können, so müssen wir doch prüfen, ob für die Pflanzen diese besondere Ausbildung auch wirklich eine Notwendigkeit ist, oder ob wir diese Ausbildung nur als eine „Luxusausstattung“ zu betrachten haben. Der Beantwortung dieser Frage können wir durch den Vergleich verschiedener Formen näherkommen.

Wie wir bei der speziellen Darstellung gesehen haben, gibt es auch zahlreiche Arten, denen jede Gliederung der Hüllblätter und des Perianths fehlt, und bei denen die Übertragung von Spermatozoiden auch ohne besondere „Wasserfänger“ erfolgt. Es wäre nun vor allem folgendes zu prüfen:

1. Haben die Formen, deren Hüllblätter und Perianthien nicht gegliedert sind, andere, von der Ausbildung der vegetativen Sprosse abweichende besondere Einrichtungen, die zur Sicherung der Befruchtung dienen und somit die reichere Gliederung entbehrlich machen könnten?
2. Wenn dies nicht der Fall ist, läßt sich dann nachweisen, daß diese Formen ohne besondere Einrichtungen weniger reich befruchtet werden als solche mit „Wasserfängern“?
3. Ist das Vorkommen oder Fehlen von „Wasserfängern“ in Beziehung zu bringen zu den besonderen Lebensverhältnissen

der einzelnen Formen, zur Verteilung der Geschlechtsorgane oder zu Eigenheiten im Bau, die, ohne diese Wasserfänger, die Befruchtungsmöglichkeiten herabsetzen würden?

Zur ersten Frage ist zu bemerken, daß es eine Reihe von Formen gibt, die an ihren weiblichen Sproßspitzen keinerlei von einem vegetativen Sproß abweichende Bildungen zeigen, die die Zuführung der Spermatozoiden zu den Archegonien erleichtern würden. Als solche Formen nenne ich *Radula complanata*, die *Lejeuneen* und *Pedino-phylloides interruptum*; auch *Haplozia*- und *Lophozia*-Arten, *Leptoscyphus Taylori*, *Plagiochila asplenioides* und *Scapania aequiloba* könnte man anführen. Die Fig. 28 und 46 von *Leptoscyphus Taylori* und *Radula complanata* zeigen, wie dicht die Archegonien von den gegen die Spitze zu an Größe abnehmenden Blättchen umhüllt werden. Eine solche Sproßspitze unterscheidet sich von einer vegetativen nur dadurch, daß an Stelle der Scheitelzelle und der jüngsten, dieser dicht anliegenden Blättchen die von der ungegliederten Perianthanlage umgebenen Archegonien stehen. Die Spermatozoiden können nur zwischen den einzelnen Blättchen zu den Archegonien gelangen. Der Versuch mit Tusche zeigt, daß das Eindringen erschwert ist (vgl. S. 65 für *Plagiochila*; auch für *Leptoscyphus* wurde dies nachgewiesen). Bei anderen Formen sind dagegen die Hüllblätter schon weiter herangewachsen, sind ausgebreitet und stehen lockerer. In solchen Fällen ist das Eindringen der Spermatozoiden leichter möglich (z. B. *Lophocolea*, Fig. 15). Aber auch darin ist eigentlich keine besondere Ausbildung der weiblichen Sproßspitze zu erkennen, sondern nur eine raschere Entwicklung der Hüllblätter. Schließlich gibt es eine große Zahl von Pflanzen, deren weibliche Sproßspitze zwar in der Ausbildung der Blattorgane von einer vegetativen Sproßspitze abweicht, wo aber doch kein Vorteil für die Befruchtung einzusehen ist. So bei den vielen Formen, bei denen die Hüllblätter nur etwas stärker gezähnt sind als die Laubblätter, ohne daß der Rand zu Lacinien auswachsen würde, bei der Bildung von Hüllunterblättern bei Pflanzen, die an den vegetativen Sprossen keine Unterblätter haben, und vielen anderen Erscheinungen, für die weiter oben Beispiele angeführt wurden. Es wurde auch verschiedentlich auf die Bildung von Papillen hingewiesen, deren Bedeutung aber keineswegs klar ist (vgl. das S. 26 Angeführte, sowie GOEBEL, Org. II, S. 683—684). Eine Bedeutung dieser Papillen bei der Übertragung der Spermatozoiden scheint mir aber ausgeschlossen, da ich zur Zeit der Archegonreife nie irgendwelche Abscheidungen dieser Papillen beobachten konnte. Allenfalls könnte es sich um eine Wasserabscheidung in

Trockenperioden handeln, die ein Vertrocknen der Archegonien verhindern würde (l. c.). Auf jeden Fall haben diese Papillen mit dem Fehlen oder Vorhandensein einer Hüllblattgliederung nichts zu tun.

Freilich ist damit noch lange nicht einwandfrei bewiesen (und es wird sich dies wohl nie ganz sicher beweisen lassen), daß die Formen ohne „zweckmäßige“ Ausbildung ihrer Hüllorgane nicht doch in anderer Weise dieses Fehlen ausgleichen. Es wäre z. B. denkbar, daß sie mehr Spermatozoiden produzieren, daß diese leichter beweglich sind oder eine längere Lebensdauer besitzen, daß sie chemotaktisch leichter reizbar sind, oder daß die Archegonien bei diesen Formen mehr chemotaktisch wirksame Stoffe bilden, die zwischen den Hüllblättern nach außen diffundieren und dort die Spermatozoiden hereinlocken. Über solche Unterschiede ist aber noch gar nichts bekannt, und es erscheint auch wenig wahrscheinlich, daß, wenn solche Unterschiede in bedeutenderem Maße bestehen, sie parallel gehen mit den Unterschieden in der Gliederung der Hüllorgane.

Werden nun solche Formen ohne besondere Einrichtungen weniger reich befruchtet als die Formen mit Wasserfängern? Einen solchen Unterschied in dem Erfolg einer Befruchtung konnte ich keineswegs feststellen, wenn wir von den S. 61 angeführten hochwachsenden Formen absehen, bei denen das Fehlschlagen der Befruchtung mit der erschwerten kapillaren Zuleitung zu den Sproßspitzen in Verbindung gebracht wurde (*Plagiochila*, *Scapania* und *Leptoscyphus*). Sonst zeigt sich aber, daß, wenn männliche Pflanzen in der Nähe sind, eine Übertragung von Spermatozoiden und damit eine Befruchtung bei Pflanzen, denen diese besonderen „Wasserfänger“ fehlen, ebensogut eintritt wie bei Pflanzen, die mit „Wasserfängern“ versehen sind. Zahlreiche Beispiele könnten hierfür angeführt werden. Gelegentliches Ausbleiben der Befruchtung kommt bei allen Typen, auch bei Anwesenheit männlicher Pflanzen, vor. Von den obengenannten Formen ohne besondere Einrichtungen zur Befruchtung entwickeln die *Lejeuneen*, *Radula complanata*, *Pedino-phyllum interruptum* u. a. meistens Embryonen, ebenso *Lophozia ventricosa* und viele andere *Lophozia*-, *Alicularia*-, *Eucalyx*- und *Haplozia*-Arten, die alle wenig oder gar nicht gegliederte Hüllblätter haben, und bei denen auch das Perianth zu unentwickelt ist, um bei der Wasserübertragung mitwirken zu können. Es zeigt sich überall, daß der gewöhnliche Sproß- und Blattbau, die normale Stellung der Blätter, völlig genügt, bei Anwesenheit männlicher Pflanzen die Befruchtung durchzuführen. Wenn aber keine männlichen Pflanzen

in der Nähe sind, so bleiben natürlich auch Formen mit ausgezeichneten Wasserfängern steril. Als Beispiel führe ich *Ptilidium* an, das ja in seinen fein zerteilten Blättern einen ausgezeichneten Apparat hat, Wasser und Spermatozoiden rasch zu den Archegonien zu leiten. Wie rasch diese Aufsaugung geht, sieht man deutlich, wenn man den unteren Teil eines Sprosses in verdünnte Tusche hält. Fast momentan ist die schwarze Flüssigkeit durch die ganze Pflanze gesogen. Trotzdem finden sich häufig steril gebliebene *Ptilidium*-Archegonien: bei *Ptilidium pulcherrimum* sind männliche Pflanzen häufig zwischen den weiblichen, weshalb wir auch meistens reichlich Embryonen antreffen. Wenn aber keine männlichen Pflanzen im Rasen sind, so bleiben natürlich die Archegonien steril. *Ptilidium ciliare* hat einen ebenso wohl ausgebildeten Kapillarapparat. Hier sind aber Gametangien-tragende Pflanzen selten, weshalb auch selten Sporogone gebildet werden. Dasselbe finden wir bei *Trichocolea tomentella*, einer Form, die in den reich zerteilten Blättern einen ausgezeichneten Kapillarapparat besitzt (vgl. S. 107), die aber bei der Seltenheit männlicher Pflanzen nur selten fruktifiziert, und bei der wir viel häufiger steril gebliebene Archegonien als Embryonen antreffen. Ähnlich ist es in der Gattung *Lophocolea*. Es finden sich hier weniger gegliederte Hüllblätter und Perianthien, obwohl immerhin wegen der Bildung von Perianthlappen und der ziemlich raschen Entwicklung und lockeren Stellung der Hüllblätter bis zu einem gewissen Grad von besonderen Befruchtungseinrichtungen gesprochen werden kann. Bei den einhäusigen Formen *Lophocolea cuspidata* und *L. heterophylla* finden wir stets reichlich Embryonen, während bei der zweihäusigen *L. bidentata* solche sehr selten sind, entsprechend der Seltenheit männlicher Pflanzen. Die Gliederung von Perianth und weiblichen Hüllblättern ist bei *L. heterophylla* am geringsten, bei den beiden anderen Arten ungefähr gleich.

Wenn sich also in der Häufigkeit des Gelingens der Befruchtung kein Unterschied zwischen Formen mit besonderer Ausbildung der Hüllorgane und solchen, deren Hüllorgane keine derartige Ausbildung aufweisen, feststellen ließ, so müssen wir uns nun fragen, ob sich das Vorkommen oder Fehlen von „Wasserfängern“ in Beziehung bringen läßt zu den besonderen Lebensverhältnissen der einzelnen Formen, insbesondere zu ihrer Wuchsform und ihrem Vorkommen.

Daß bei den Arten, die in flachen, niederliegenden Rasen auf horizontaler Unterlage wachsen, die Wasserzuleitung zu den mit Archegonien besetzten Sproßspitzen am leichtesten erfolgt, wurde schon Seite 60 hervorgehoben, während die Zuleitung bei aufrecht

und in lockeren Rasen wachsenden Arten schwieriger ist. Es wäre nun denkbar, daß diese Benachteiligung aufrecht wachsender Formen durch eine vorteilhaftere Ausbildung der Hüllblätter ausgeglichen wäre. Indes ist eine derartige Beziehung nicht vorhanden. Wir finden bei flach kriechenden und bei aufrecht wachsenden Formen die verschiedenste Ausbildung der Hüllorgane. Von aufrecht wachsenden hat *Leptoscyphus* keine Wasserfänger, *Scapania* und *Plagiochila* ebenfalls so gut wie keine, wenn auch hier das Perianth sich rascher entwickelt (Fig. 20—28). Von niederliegend wachsenden Arten hat *Blepharostoma trichophyllum* bei der Befruchtung ein Perianth mit langen Lacinien (Fig. 13 u. 14), sowie tief und reich geteilte Hüllblätter. Bei *Ptilidium pulcherrimum* haben wir das Perianth klein und ungegliedert gesehen, während die Hüllblätter einen lockeren, reich gegliederten Schwamm um die Archegonien bilden (Fig. 47 u. 48). Mehr oder weniger gut ausgebildete Wasserfänger bei niederliegend wachsenden Formen haben wir auch bei *Anthelia* (Fig. 33—39), *Cephalozia reclusa* (Fig. 61—65), *Lophozia incisa* (Fig. 30 u. 31), *Lophocolea bidentata* und *L. heterophylla* (Fig. 15—19) gesehen, während bei den ebenfalls niederliegend wachsenden Arten *Pedinophyllum interruptum*, *Lepidozia reptans*, *Haplozia*-Arten und anderen besondere Ausbildungen an Perianth und Hüllblättern fehlen. Einige Formen endlich, deren Archegonien am Ende kurzer ventraler Äste stehen, bilden an diesen weiblichen Geschlechtsästen nur kleine Blättchen aus (*Calypogeia*, *Geocalyx*, vgl. S. 149, sowie Fig. 205—208). Doch sind die Ästchen geschützt durch die darüberliegenden Blätter des Hauptsprosses, die offenbar auch das Fortgeschwemmtwerden der Spermatozoiden verhindern. Da diese schwache Ausbildung der Hüllblätter nur an ventralen Kurzsprossen vorkommt, ist es müßig zu fragen, ob auch an aufgerichteten Sproßspitzen diese Ausbildung für die Befruchtung genügen würde. Es ist aber wahrscheinlich, daß dann die Spermatozoiden zu leicht wieder weggeschwemmt würden, abgesehen davon, daß die Archegonien wohl vertrocknen würden.

Auch unter den Epiphyten finden wir eine verschiedene Ausbildung des Perianths und der Hüllblätter bei den verschiedenen Formen. Einen großen Teil der Epiphyten stellen ja die Jubuleen mit ihrem bei der Befruchtung noch wenig entwickelten Perianth. Bei der flach angedrückt wachsenden *Lejeunea cavifolia* haben wir gesehen, daß sich keine stärkere Gliederung der Hüllblätter findet (S. 54, Fig. 90). Da das Archegonium sehr lang ist und weit aus dem Perianth und den innersten Hüllblättern herausragt, können

die zwischen Blättern und Unterlage sich bewegenden Spermatozoiden leicht zu dem Archegonium gelangen. Bei den *Frullania*-Arten mit ähnlichen Lebensbedingungen haben wir dagegen Spitzen an Unterlappen und Unterblättern festgestellt (S. 51, Fig. 81—85). Bei den ebenfalls flach angedrückt wachsenden Gattungen *Madotheca* und *Radula* fanden wir, wie bei *Lejeunea*, Einschnitte nur zwischen Ober- und Unterlappen, während eine weitere Gliederung fehlte. Daß dies genügt zeigt die Tatsache, daß die *Lejeuneen* und *Radula* reich fruktifizieren.

Allen diesen Formen ist die dem Substrat enganliegende Wachstumsweise gemeinsam. Das spermatozoidhaltige Wasser wird überall zwischen den Pflanzen und der Unterlage kapillar festgehalten und kann leicht auch von oben zu den Archegonien eindringen. Bei anderen Formen der tropischen Wälder, von denen ich *Chiloscyphus aselliformis* untersuchte, ist das Wachstum lockerer. Bei diesen Formen dürfte eine größere Abwechslung herrschen. Wir finden hier ja häufig auch an den Laubblättern Einrichtungen, um das Wasser festzuhalten. Auch *Chiloscyphus aselliformis* bildet dichte Schwämme, wo Wasser zwischen den Blättern festgehalten wird. Die Archegonien sitzen an kurzen Sprossen, die von den Blättern des Hauptsprosses überdeckt sind. Seite 43 wurde auf die Ausbildung von Perianth und Hüllblättern hingewiesen, durch die das Wasser ebenfalls gut festgehalten werden kann. Ich werde unten nochmals auf *Chiloscyphus aselliformis* zurückkommen.

Soweit meine Beobachtungen reichen, sind also auch keine Beziehungen zwischen Wachstum oder Vorkommen und der Ausbildung von Perianthien und Hüllblättern festzustellen. Am wenigsten sicher allerdings erscheint mir dieser Befund für locker wachsende Epiphyten tropischer Regenwälder, wo vielleicht stets besondere Einrichtungen vorhanden sind, die das Wasser besonders gut festhalten, um das Abgeschwemmtwerden der Spermatozoiden zu verhindern. Das von mir untersuchte Beispiel *Chiloscyphus aselliformis* erlaubt natürlich noch keinen Schluß. Kausal bedingt ist diese reiche Gliederung vielleicht durch das üppige Wachstum in den feuchtwarmen Wäldern (vgl. S. 53).

Die Verteilung der Geschlechtsorgane ist natürlich für den Erfolg der Befruchtung sehr wichtig. Bei einhäusigen Formen ist die Möglichkeit, daß Spermatozoiden zu den Archegonien gelangen, natürlich größer als bei zweihäusigen, von diesen wieder bei solchen, wo männliche und weibliche Pflanzen im selben Rasen wachsen, größer als bei denen, wo die männlichen und weiblichen Pflanzen

in verschiedenen Rasen vorkommen¹⁾. Die Seltenheit der Fruktifikation hat ihre Ursache oft darin, daß in der Nähe der weiblichen keine männlichen Pflanzen wachsen (*Plagiochila asplenoides*, *Ptilidium ciliare*, *Lophocolea bidentata*, *Madotheca*-Arten und andere). Aber auch zur Verteilung der Geschlechter ist in der Ausbildung der Hüllorgane keine Beziehung zu sehen: es gibt zweihäusige mit reicher und solche mit fehlender Gliederung und einhäusige mit demselben Unterschied. Beispiele sind leicht zu finden.

Schließlich hätten wir uns noch zu fragen, ob die Formen, die besonders ausgebildete „Wasserrfänger“ besitzen, andere Eigentümlichkeiten des Baues zeigen, die, ohne diese Wasserrfänger, die Wahrscheinlichkeit der Befruchtung verringern würden. Auch diese Frage ist für die meisten Formen zu verneinen. Bei einigen ist jedoch an eine solche Beziehung zu denken. Ich meine hier Formen, deren Perianthien zur Zeit der Befruchtung schon höher sind als die Archegonien. Durch die Perianthentwicklung wird das Eindringen der Spermatozoiden erschwert. Diese müssen von oben her durch die Perianthmündung zu den Archegonien gelangen. *Scapania aequiloba* zeigt in späteren Befruchtungsstadien ein solches Beispiel (Fig. 22). Doch ist hier das Perianth oben weit offen, so daß die Entwicklung des Perianths der Spermatozoidübertragung keine besonderen Schwierigkeiten bereiten dürfte. Die Zähne am Perianthrand sind auch so kurz, daß ihre Rolle als „Wasserrfänger“ nicht sehr bedeutend sein dürfte. Bei *Chiloscyphus aselliformis* haben wir aber gesehen, daß durch kongenitale Verwachsung der Hüllblätter auch außerhalb des Perianths noch eine zweite Hülle, manchmal noch eine dritte entsteht, die das Perianth überragt. Wir haben in dieser Hüllenbildung eine Einrichtung vermutet, das Wasser besser festzuhalten. Durch die Lacinen des Perianths mag die Zuleitung der Spermatozoiden über den Rand der äußeren Hüllen weg vielleicht erleichtert werden. Freilich ist auch dies nur eine nicht gerade wahrscheinliche Vermutung, da ja die weiblichen Geschlechtsäste zwischen den Blättern des Hauptsprosses und der Unterlage liegen, wo die Archegonien nicht darauf angewiesen sind, daß das Wasser mit den Spermatozoiden dem Geschlechtssproß entlang aufgesogen wird. Vielmehr kann das Wasser bei dieser Lage der weiblichen Geschlechtsäste leicht durch die oben weit offenen Hüllen zu den Archegonien gelangen. In der Mehrzahl der Fälle ist es

¹⁾ MÜLLER (36, I, S. 65) gibt an, Selbstbefruchtung werde bei einhäusigen Formen durch verschiedene Reifezeit der beiderlei Geschlechtsorgane verhindert. Sicher gilt das aber nicht allgemein.

aber sicher, daß eine derartige Erschwerung des Zutritts der Spermatozoiden gegenüber laciniiefreien Pflanzen nicht eingetreten ist, eine Erschwerung, die die Notwendigkeit der Ausbildung von Lacinien verständlich machen würde.

Wenn wir so die Erscheinung der reicheren Gliederung an den Hüllorganen der Archegonien nach verschiedenen Richtungen hin prüfen, so können wir schon bei dem heutigen Stand der Erkenntnisse feststellen, daß keine Rede davon sein kann, daß die „Wasserröhren“ als Anpassungserscheinungen entstanden wären, sofern man nicht die gänzlich unbegründete Annahme machen will, sie seien früher bei anderen Lebensbedingungen als notwendig entstanden und heute eben zwar nicht funktionslos geworden, aber doch auch nicht mehr lebensnotwendig. Denn daß die reiche Gliederung das Eindringen der Spermatozoiden erleichtert bei gleichzeitigem Schutz gegen das Fortgeschwemmtwerden der Spermatozoiden und gegen das Vertrocknen der Archegonien, konnte ja durch das Experiment gezeigt werden. Es war aber auch darauf hinzuweisen, daß es, wie GOEBEL sagte, „zwar so geht, aber auch anders ginge“ (12, an mehreren Stellen), sowie daß die Gliederung auch in Fällen eingetreten ist, wo sie überhaupt keinen Vorteil haben kann. Eine aus „inneren Gründen“ hervorgerufene Erscheinung kann von den Pflanzen „ausgenutzt“ werden, ist aber in vielen anderen Fällen viel zu wenig ausgeprägt, um irgendwelche Bedeutung zu haben. Es zeigt sich dies in dem verschieden starken Grade der Erhöhung der Gliederung. Wenn sich in manchen Fällen die Hüllorgane von den gewöhnlichen Blättern nur durch eine etwas stärkere Zähnung der Blätter (*Scapania*, *Plagiochila*), in anderen Fällen durch einen etwas tieferen Einschnitt zwischen den Blattlappen unterscheiden (*Marsupella*), so kann dies natürlich keine besondere Bedeutung haben. Erst wenn diese Gliederung stärker wird, kann sie in dem ausgeführten Sinne von der Pflanze ausgenutzt werden. Auch für die jüngeren Stadien der Perianth- und Hüllblattbildung scheint mir in der Hauptsache das Wort GOEBEL's angebracht zu sein:

„Derzeit scheint es mir, daß wir in der Perianthgestaltung nur ein besonders auffallendes Beispiel für die an sich „zwecklosen“ Äußerungen des Bildungstriebes zu sehen haben, die uns auch sonst überall begegnen“ (13, S. 23).

Ehe wir die Frage nach der Bedeutung der reicheren Gliederung für die Befruchtung verlassen, wollen wir noch die Beziehung zwischen der Perianthhöhe im Stadium der Befruchtung und dem Vorkommen von Lacinien am Perianthrand untersuchen. Obwohl

diese Beziehung mit der Frage der Bedeutung der Lacinien nicht unbedingt etwas zu tun hat, sei hier doch kurz darauf eingegangen, weil bei teleologischer Betrachtung der Schluß nahe liegt, daß die Perianthien, die Lacinien tragen, bei der Befruchtung schon so hoch sind, daß die Lacinien die Mündung der Archegonien umgeben und sie so bei der Befruchtung mitwirken können. GOEBEL hat das für *Pleurozia (Physotium) giganteum*, eine Form mit stark gewimpertem Perianth, schon nachgewiesen (Org. II, S. 854). Auch in allen von mir untersuchten Fällen war das Perianth, wenn es zur Zeit der Befruchtung an seiner Mündung bedeutend entwickelte Lacinien trug, in diesem Stadium der Archegonentwicklung schon so hoch, daß diese Lacinien die Mündung der Archegonien umstanden (vgl. *Blepharostoma trichophyllum*, *Chiloscyphus aselliformis*, *Mastigophora diclados*). Umgekehrt darf aber nicht geschlossen werden, daß diejenigen Perianthien, deren Rand glatt ist, bei der Befruchtung noch ganz unentwickelt sein müßten. Das ist zwar häufig der Fall (*Radula*, *Lejeunea*, *Pedinophyllum* u. a.), aber es finden sich auch zahlreiche Fälle, wo das ungegliederte Perianth schon Archegonhöhe und etwas mehr erreicht hat, wenn die Befruchtung erfolgt. Als solche Beispiele nenne ich *Eucalyx obovata*, *Haplozia atrovirens*, *Plagiochila asplenoides*, *Lophozia ventricosa*. Die Tatsache, daß die Lacinien, wenn sie entwickelt sind, schon in Archegonhöhe stehen, dürfte wohl dadurch zu erklären sein, daß die Lacinienbildung überhaupt schon ein Zeichen gesteigerten Wachstums ist und deshalb erst an schon bis zu einem gewissen Grad entwickelten Perianthien auftreten kann. In den meisten Fällen sind diese Perianthauswüchse übrigens zur Zeit der Befruchtung bereits voll entwickelt, wie sich durch den Vergleich mit fertigen Perianthien und an den verdickten Zellwänden erkennen läßt (vgl. z. B. S. 46, Fig. 64). Doch finden sich auch Ausnahmen. Extreme Fälle, wo die Perianthauswüchse zur Zeit der Befruchtung noch nicht entwickelt sind, sind *Leptoscyphus Taylora* und *Lepidozia trichoclados*. Wir haben Seite 29 darauf hingewiesen, daß am Perianth von *Leptoscyphus* erst bei der Weiterentwicklung des Perianths die vorher nur kaum angelegten Perianthauswüchse sich zu größeren Fortsätzen entwickeln (Fig. 25 bis 27). In diesem Falle wird also die Gliederung des Perianths für die Sicherung der Befruchtung nicht ausgenützt. Auch bei *Lepidozia trichoclados* haben wir gesehen, daß das Perianth zur Zeit der Befruchtung noch ganz unentwickelt ist und erst später der Perianthrand bewimpert wird (Fig. 70). Bei *Lepidozia setacea* sind zwar schon

einige Lacinien angelegt, die aber noch nicht die Höhe der Archegonien erreicht haben (Fig. 71).

Man darf also aus dem Vorkommen einer Randgliederung am fertigen Perianth nicht ohne weiteres darauf schließen, daß das Perianth schon bei der Befruchtung bis zu Archegonienhöhe entwickelt ist. Für die Formen, die auffallend lange Lacinien am Perianthrand ausbilden, trifft dies allerdings, soweit die Formen hierauf untersucht sind, zu (*Pleurozia giganteum*, *Chiloscyphus aselliformis*).

Welche Beziehungen bestehen nun zwischen der abweichenden Gestaltung der Hüllorgane und dem von ihnen umschlossenen Embryo? Irgendwelche Bedeutung der reicheren Gliederung ist dabei nicht einzusehen. Auch die Minderung der Dorsiventralität der Sprosse, die ihre Ursache in einer Stoffanreicherung haben dürfte (vgl. Org. I, p. 575—577), erscheint ohne ersichtliche Bedeutung für den Embryo. (Die negativ geotropische Aufrichtung der Endknospe und des Embryo ist eine andere Sache; vgl. S. 94.) Dagegen erscheint die Tatsache der Blattvergrößerung vom ernährungsphysiologischen Standpunkt aus von Bedeutung, und die Bildung von Hüllen durch ringförmiges Auswachsen der Segmente wird meist als eine Erscheinung gedeutet, die in deutlicher Beziehung stehe zum Schutzbedürfnis des Embryo. Wir wollen uns deshalb mit diesen beiden Punkten näher befassen.

Daß eine Vergrößerung der Blattfläche in unmittelbarer Nähe des Embryo eine Erhöhung der Assimilationsfähigkeit und damit eine bessere Ernährung des heranwachsenden Sporogons bedeuten kann, ist selbstverständlich. Auch das Perianth selbst kommt, wenn es genügend groß geworden ist und aus den Hüllblättern hervortritt, dafür in Frage, wie ja schon nach seiner Homologie mit Blättern nicht anders zu erwarten ist. Seine Zellen bilden auch schon früh reichlich Chlorophyll, und das Perianth unterscheidet sich überhaupt meistens nur in der Gestalt, nicht aber in den Eigenschaften der Blattflächen von den Hüll- und den Laubblättern¹⁾. Eine andere Frage ist aber die, ob für den Embryo diese Erhöhung der Assimilationsfähigkeit wirklich notwendig ist und ob er nicht auch ohne Vergrößerung der Blattflächen sich entwickeln kann, Daß dem Embryo aus anderen Teilen der Pflanze genügend Stoffe

¹⁾ Ausnahmen hiervon sind selten: so hat *Scapania aequiloba* am Perianth eine glatte Cuticula, während die Cuticula der Blätter durch Papillen warzig rau erscheint (vgl. MÜLLER, 36, I, S. 479). Bei *Scapania verrucosa* dagegen ist die Cuticula der Blätter und die des Perianths gleichförmig warzig rau.

zugeführt werden können, zeigen uns die Formen, bei denen keine Vergrößerung der Blattflächen eingetreten ist. *Pedinophyllum*, *Leptoscyphus*, *Madotheca* u. a. haben Hüllblätter, die nicht oder nicht wesentlich größer sind als die Laubblätter. Immerhin weisen diese in der Perianthbildung eine Vergrößerung der assimilierenden Fläche auf; doch bleibt die gesamte assimilierende Fläche bei den Formen mit kurzen weiblichen Geschlechtsästen noch bedeutend hinter der normalen Ausbildung zurück. Es gibt ja aber auch sogar Formen, die kein Perianth bilden und bei denen die Hüllblätter ganz klein sind, wie z. B. bei den marsupiferen Gattungen *Geocalyx* und *Caly-pogeia*. Und doch sehen wir hier, daß aus den übrigen Teilen der Pflanze genügend Stoffe den kleinen Geschlechtsästchen zugeführt werden können, die eine ausreichende Ernährung des Embryo ermöglichen. Die Bildung des Marsupiums kann ja die stoffproduzierende Funktion der Hüllblätter nicht übernehmen, sondern lediglich der Speicherung von Stoffen dienen, die ihm von anderen Teilen der Pflanze zugeführt werden. Näher auf die Funktion des Marsupiums einzugehen behalte ich mir für den nächsten Abschnitt vor. Es kam hier nur darauf an, an extremen Beispielen zu zeigen, daß die Ernährung der Embryonen auch durch in entfernteren Teilen der Pflanze gebildete Stoffe durchaus möglich ist. Zwischenstufen mit nur unwesentlicher Vergrößerung der assimilierenden Flächen sind ja zahlreich.

Man kann die Vergrößerung der Blattflächen also nicht als für die Pflanze lebensnotwendig betrachten. Sie kann zur Bildung von mehr Assimilaten dienen, die anderenfalls aber dem Embryo aus anderen Teilen der Pflanze zugeführt würden. Auch ließ sich bei den Formen, bei denen ich das Perianth entfernte (vgl. S. 78) durch diese Verringerung der assimilierenden Fläche keine Hemmung der Entwicklung des Embryo feststellen.

Durch die Vergrößerung der Blattflächen erscheint der Embryo auch besser geschützt. Diese Seite der Funktion der Hüllen sei aber im folgenden in Verbindung mit der Besprechung der Bedeutung der Bildung rings geschlossener Hüllen besprochen.

Es bleibt nun also noch die Aufgabe, die Bedeutung der Bildung ringsgeschlossener Hüllen, also der charakteristischsten Eigentümlichkeit des Perianths, für den Embryo zu untersuchen. Diese Eigenart in der Gestaltung der Hüllorgane hat die frühesten Deutungsversuche gefunden und wurde allgemein als notwendig für den Schutz des Embryo erklärt. GOTTSCHKE hat zwei Vermutungen über die Funktion des Perianths geäußert (14, S. 341 bis 342). Einmal meint er, das Perianth habe die Aufgabe, die Fruchtsstelle zu isolieren. Er schließt dies daraus, daß Innovations-

sprosse bei den Jungermaniaceen immer erst unterhalb des Kelches und seines Hüllblattes auftreten sollen. Diese Angabe ist übrigens in dieser Verallgemeinerung nicht richtig. In der Mehrzahl der Fälle entstehen die Innovationssprosse allerdings erst unterhalb der innersten Hüllblätter; doch habe ich in vielen Fällen auch beobachtet, daß sie unmittelbar unter dem Perianth entsprangen, so z. B. bei *Leptoscyphus Taylori*, *Plagiochila asplenoides*, *Lophozia quinquedentata* und anderen Formen. Außerdem hat GOTTSCHÉ selbst beobachtet, daß bei *Scapania irrigua* gelegentlich eine Innovation innerhalb des Perianths entstand (l. c., S. 341), eine Beobachtung, die auch J. PERSSON bei *Haplozia caespititia* machte (nach EKSTRAND, 6, S. 22). Nach dem, was wir heute über die Verzweigung wissen, können wir in dem Ort der Entstehung der Innovationssprosse keine Beeinflussung durch die Perianthbildung mehr erblicken. Da Nebenzweige immer unterhalb eines Blattes entstehen, ist es klar, daß Innovationen nicht innerhalb des Perianths auftreten können. Wenn dies in Ausnahmefällen doch vorkommt (sofern die beiden angeführten Fälle auf richtige Beobachtungen gegründet sind), dürfte sich dies, wie das Seite 7 angeführte Auftreten blattartiger Gebilde innerhalb des Perianths durch Bildung weiterer Segmente nach der Anlage des Perianths erklären; gewöhnlich bilden diese Segmente nur Archegonien, können aber ausnahmsweise auch Blättchen oder (nach GOTTSCHÉ's und PERSSON's Beobachtungen) Innovationssprosse hervorbringen.

Sodann meint auch GOTTSCHÉ, das Perianth habe die Aufgabe, den Embryo zu schützen. Zur Bestätigung dieser Ansicht gibt GOTTSCHÉ einen Versuch an (l. c., S. 342): Wenn er das Perianth entfernte, solange der Embryo noch grün war, soll dieser samt der Kalyptra verfault oder vertrocknet sein. Leider begnügt sich GOTTSCHÉ mit dieser allgemeinen Angabe, ohne näheres über seine Versuche, über die Art der Durchführung und die Verwendung von Vergleichsmaterial anzugeben. Auch sagt er nicht, für welche Arten er diesen Versuch durchgeführt hat. Nur *Radula* gibt er als ein Beispiel an, wo das Sporogon weniger auf den Schutz durch das Perianth angewiesen sein soll. Er entfernte Perianthien von noch grünen Sporogonien. Trotzdem wurden die Sporogone auf normal entwickelten Sporogonstielen in die Höhe gehoben, blieben aber unreif und grün. GOTTSCHÉ glaubt, daß die Entfernung des Perianths die Ursache für das Unreifbleiben war. Meiner Ansicht nach handelte es sich hier aber nur um ein zu frühes Strecken des Sporogonstiels, das durch die Kultur bei Wärme und Feuchtigkeit bedingt war; die Sporogone konnten infolge der frühzeitigen Streckung des Stieles nicht mehr ausreifen. Ich wiederholte den Versuch GOTTSCHÉ's, wobei

ich die an den Rindenstücken belassenen *Radula*-Pflanzen feucht und warm kultivierte. Die älteren Sporogone streckten bald ihre Stiele, ohne schon völlig ausgereift zu sein. Es verhielten sich Sporogone, denen das Perianth belassen wurde, ebenso wie solche, bei denen ich es entfernt hatte. Da GOTTSCHÉ angibt, er habe die Rasen sehr feucht gehalten, so daß schließlich Schimmelbildung eingetreten sei, ist es wohl berechtigt, für GOTTSCHÉ's Ergebnisse dieselben Ursachen anzunehmen. Es ist ja denkbar, daß auf die Embryonen, bei denen das Perianth entfernt war, die Feuchtigkeit stärker einwirken konnte, so daß bei diesen der Sporogonstiel sich noch früher streckte als bei den vom Perianth umgebenen Sporogonen. GOTTSCHÉ's Angaben sind hier zu ungenau, um ersehen zu können, ob er zum Vergleich auch Embryonen mit Perianth kultivierte und wie sich diese verhielten.

Bei einer Anzahl von Formen habe ich das Perianth entfernt, um die Angaben GOTTSCHÉ's zu prüfen und will im folgenden über die Durchführung der Versuche und ihre Ergebnisse berichten. Ich kultivierte stets ein Stück eines Rasens des zu untersuchenden Mooses, dem ich etwas von seiner natürlichen Unterlage beließ. Die Moose brauchen so nicht besonders eingepflanzt zu werden, sondern es genügt, sie auf etwas feuchter Unterlage, meist verwandte ich nassen Torf, oder in einer Tonschale zu kultivieren. Zur Entfernung des Perianths legte ich die ganzen Rasen unter das Präpariermikroskop und trennte vorsichtig die Perianthien ab. Natürlich ist sehr darauf zu achten, daß der Embryo dabei nicht verletzt wird. Wenn ich den Embryo verletzte, so entfernte ich sofort das ganze Pflänzchen. Um die Embryonen, an denen das Perianth entfernt wurde, bei der Untersuchung wiederzufinden, ist es notwendig, ihre Lage zu bezeichnen. Da die zuerst zu diesem Zweck verwandten Stahlnadeln die Moose durch Schwarzwerden zerstörten (offenbar verband sich die in den Membranen enthaltene Gerbsäure mit dem Eisen), führte ich später die Bezeichnung durch an den betreffenden Stellen in den Rasen gesteckte Glasnadeln durch. Eine Skizze der Umriss des Rasens mit Bezeichnung der markierten Stellen und Numerierung ließ mich jeden einzelnen zu untersuchenden Embryo wiederfinden.

Bei *Lophocolea bidentata* entfernte ich am 13. VI. 1929 Perianthien und einige Hüllblätter an ganz jungen Embryonen, die noch so klein waren, daß ich überhaupt nicht immer feststellen konnte, ob schon eine Befruchtung eingetreten war. Zum Vergleich waren im selben Rasen noch zahlreiche ungefähr gleichalterige Embryonen, denen ich das Perianth belassen hatte. Ich hielt den Rasen teilweise möglichst trocken, teilweise wieder sehr feucht. Daß keineswegs

optimale Bedingungen herrschten, geht daraus hervor, daß ein Teil des Rasens während des Versuches abgestorben ist, darunter auch zwei Stämmchen, an denen ich die Perianthien entfernt hatte. Die übrigen Embryonen wuchsen aber ungeschädigt heran, sowohl die mit Perianthien als auch diejenigen, bei denen ich es entfernt hatte. Am 31. X. fand ich von meinen 7 Versuchspflanzen 4 mit Embryonen mittlerer Entwicklung (Differenzierung des Sporogoninhaltes in fertiles und steriles Gewebe), bei einer war keine Befruchtung eingetreten (was ich bei der Perianthentfernung noch nicht feststellen konnte), 2 Stämmchen waren ganz abgestorben. Die Embryonen, bei denen die Perianthien entfernt waren, waren in der Entwicklung ebenso weit fortgeschritten wie die mit Perianthien. Der Rasen zeigte verschiedentlich (von Insekten?) angefressene Blätter und Perianthien, während die Embryonen nicht verletzt waren. Diesen kleinen Rasen hatte ich auf einem Objekträger kultiviert, den ich zeitweise in den Arbeitssaal legte, von einem Becherglas überstülpt, zeitweise in das Gewächshaus auf feuchten Torf. Einen anderen gleichalterigen Rasen von *Lophocolea heterophylla* kultivierte ich unmittelbar auf feuchtem Torf. An diesem fand ich fast sämtliche Embryonen samt den Perianthien abgefressen. Ich erwähne dies, um für künftige Versuche auf diese Gefahr aufmerksam zu machen.

Für *Lophozia quinqueidentata* konnte ich wenigstens 14 Tage nach der Entfernung des Perianths (11.—26. VII.) an Embryonen mittlerer Entwicklung (ungefähr Differenzierung des Sporogoninhaltes in fertile und sterile Zellen) keine Schädigung nachweisen. Nur ein Embryo war von einem Tier angefressen. Später ging das Material ein.

Bei *Leptoscyphus Taylori* entfernte ich einige Perianthien am 26. VII. (mittlere Entwicklung) und fand am 31. X. keine Schädigung. Die Entwicklung ging ebenso weiter wie bei den von Perianthien umgebenen Embryonen.

Am 17. IX. entfernte ich 8 Perianthien an ziemlich jungen Embryonen von *Lophozia ventricosa*. Die Pflanzen beließ ich mit den anderen auf dem morschen Holzstück, auf dem ich sie gefunden hatte, und legte das Holz auf feuchtgehaltenen Torf. Am 31. X. fand ich sämtliche 8 der Perianthien beraubte Embryonen völlig aufgefressen. Nur die Basis der Kalyptra und einige unbefruchtete Archegonien standen noch an der Spitze der Sprosse. Ich kontrollierte nun eine Anzahl der Sprosse, an denen ich das Perianth stehengelassen hatte, und fand auch hier bei einem großen Teil die Perianthbasis angefressen und den Embryo völlig aufgefressen. Viele Perianthien und Embryonen waren aber unversehrt. Die

Embryonen ohne Perianthien waren also ohne Frage in diesem Fall dem Tierfraß stärker ausgesetzt.

Ähnliches fand ich für *Ptilidium pulcherrimum*, wo ich am 17. IX. 6 Perianthien entfernte und zwar von jungen Embryonen und solchen mittlerer Entwicklung. Ich kultivierte sie ebenfalls auf feuchtem Torf. Am 31. X. fand ich 3 Embryonen völlig aufgeessen, bei einem davon fand ich gerade ein Insekt dabei, den Fuß des Sporogons zu fressen. Ein weiterer Embryo war angeessen und abgestorben, und nur 2 Embryonen hatten sich normal weiter entwickelt. Bei einer Anzahl von im selben Rasen untersuchten Pflanzen, denen die Perianthien belassen waren, fand ich nur eines seitlich angeessen. Also auch hier offenbar eine Vermehrung des Tierfraßes bei Embryonen ohne Perianthien.

Für *Pedinophyllum interruptum* fand ich in derselben Zeit von 6 Embryonen, deren Perianthien entfernt waren, einen wohl erhalten, die übrigen abgeessen. Auch sonst fand ich in diesem Rasen angeessene Perianthien und Embryonen, aber offenbar seltener als an den Pflanzen, wo das Perianth entfernt war.

Die Ergebnisse meiner Versuche stehen also in offenbarem Widerspruch zu den Angaben GOTTSCHÉ's, und ich möchte vermuten, daß GOTTSCHÉ, bei den unvollkommenen ihm zur Verfügung stehenden Hilfsmitteln, bei der Entfernung der Perianthien auch die Embryonen beschädigte. In meinen Versuchen waren die Embryonen, soweit sie nicht durch Tiere aufgeessen waren, nicht geschädigt, obwohl sie vielfach ungünstigen Bedingungen ausgesetzt waren.

Ich bin mir darüber klar, daß man den Wert dieser Versuche in mancher Hinsicht mit Recht bezweifeln kann. Es können ja draußen am natürlichen Standort doch Einflüsse auf die Embryonen wirken, die den Schutz durch ein Perianth erfordern, und denen die Embryonen im Laboratorium oder im Gewächshaus nicht ausgesetzt sind. Vor allem dürfte es sich dabei um extreme Fälle von Trockenheit oder Feuchtigkeit handeln. Daß das Perianth dafür einen Regulator bedeutet, ist ja ganz klar. Die Frage ist nur die, ob die ein Perianth besitzenden Pflanzen auch wirklich auf diesen Regulator angewiesen sind. In dieser Richtung müßten die Untersuchungen fortgeführt werden. Zunächst mußte aber einmal festgestellt werden, ob die Embryonen das Perianth überhaupt entbehren können.

Zur Beurteilung der Experimente über die Funktion der Perianthien sei noch folgendes angeführt:

Will man die Notwendigkeit der Seite 56 als erste Eigentümlichkeit der Blattbildung an weiblichen Sexualsprossen charakte-

risierten Bildung ringgeschlossener Hüllen untersuchen, so geht es ja schon zu weit, wenn man die Perianthien völlig entfernt. Gegen Austrocknung z. B. wird ein Embryo ebensogut geschützt sein, wenn einzelne Blätter ihn einhüllen, als wenn er in einem geschlossenen Perianth steht. Entfernt man aber das Perianth, so ist der Embryo auch nicht von einzelnen Blättern an Stelle des Perianths geschützt, sondern er steht ganz frei. Man darf also, wenn man nach Entfernung des Perianths am Embryo Schädigungen beobachtet, nicht ohne weiteres schließen, daß der Embryo auf eine rings geschlossene Hülle angewiesen ist. Um zu diesem Schluß berechtigt zu sein, dürfte man nur das Perianth der Länge nach in zwei oder drei Teile spalten. Auf diese Weise schaltet man nicht auch gleichzeitig den Vorteil der Bildung vergrößerter Blattflächen, ja sogar den der Blattbildung überhaupt aus, die für den Schutz ebenfalls in Betracht kommen kann. Gerade der Schutz gegen Trockenheit erscheint mir durch Einzelblätter ebensogut gewährleistet, da sich solche bei Eintrocknung stets eng zusammenlegen. Zu dieser Ansicht erscheint man um so mehr berechtigt, als die Archegonien, die offenbar gegen Austrocknung viel empfindlicher sind als Embryonen, nur von Einzelblättern geschützt sind. Was die bei meinen Versuchen beobachtete stärkere Gefährdung des Embryo durch Tierfraß nach Entfernung des Perianths betrifft, so dürfte diese wohl auch nur durch den Mangel an Hüllen überhaupt, nicht aber den einer geschlossenen Hülle begründet sein, sofern nicht nur die Verletzung als solche eine Anlockung der Tiere bewirkte. So wenig als man die Vorteile eines Federkleides gegenüber einem Haarkleid der Tiere dadurch untersuchen kann, daß man das Federkleid nimmt, ohne ein Haarkleid dafür zu geben, ebensowenig kann man den Vorteil der Perianthbildung gegenüber der gewöhnlichen Blattbildung — und auf diese Änderung in der Ausbildung der Segmente kommt es uns ja gerade an — dadurch untersuchen, daß man das Perianth entfernt, ohne Einzelblätter dafür zu geben.

Gegen Wasser dagegen wird der Embryo zweifellos von geschlossenen Hüllen besser geschützt als von Einzelblättern. Darauf haben wir schon bei der Besprechung der Biologie der Übertragung der Spermatozoiden aufmerksam gemacht und die geringe Entwicklung des Perianths zur Zeit der Befruchtung dazu in Beziehung gebracht. Bei Einzelhüllblättern dringt das Wasser überall zwischen den Blättern ein, während bei Perianthien das Wasser nur durch die Mündung ins Innere gelangen kann. Vor allem bei Perianthien mit enger Mündung wird lange die Luft im Innern des Perianths fest-

gehalten. Ich habe bei ziemlich fertig entwickelten Perianthien einiger Arten untersucht, wie lange es dauert, bis alle Luft aus dem Perianth verdrängt ist (durch Einlegen von perianthtragenden Sproßstücken in eine Schale mit gewöhnlichem Leitungswasser). Für die meisten (*Blepharostoma trichophyllum*, *Plagiochila asplenioides*, *Ptilidium pulcherrimum* und *Lophocolea heterophylla*) fand ich dafür 2—3 Tage. Die Weite der Perianthmündungen bei *Plagiochila* und *Lophocolea* wird dadurch ausgeglichen, daß sie zusammengedrückt sind. Bei *Lejeunea cavifolia* dauerte es 8—14 Tage, bei *Chiloscyphus pallescens* nur 1—2 Tage, bis die Luft verdrängt war. Die Perianthien schützen also tatsächlich die Embryonen vor Wasser, sofern nicht gerade niederliegende Rasen längere Zeit wasserdurchtränkt sind¹⁾. Es sei übrigens beiläufig darauf hingewiesen, daß gerade die Jubuleen mit ihrer engen Perianthmündung meist Epiphyten sind, wo ein langes Abhalten des Wassers am wenigsten notwendig erscheint. Es würde sich nun fragen, ob die längere direkte Berührung mit Wasser für die Embryonen schädlich ist, etwa durch Hemmung der Atmung oder der Assimilationsfähigkeit. Meine Beobachtungen sprechen dagegen. Obwohl ich die Rasen bei den oben mitgeteilten Versuchen teilweise sehr feucht hielt, so daß die der Perianthien beraubten Embryonen lange von dem in dem Rasen gehaltenen Wasser umgeben waren, wurden nirgends die Embryonen in ihrer Entwicklung geschädigt. Es ist ja auch zu bedenken, daß sie immer noch von der Kalyptra geschützt sind. Diese Frage bedarf aber noch weiterer experimenteller Prüfung. Es ist ja auch durchaus möglich, daß die Embryonen der verschiedenen Pflanzen sich hierin verschieden verhalten; da die meisten Perianthien, wie wir gesehen haben, eine länger dauernde Benetzung doch nicht vom Embryo abhalten können, so ist es nicht wahrscheinlich, daß die in flachen Rasen wachsenden und mit verhältnismäßig weiter Perianthmündung versehenen Formen (hierher gehört die Mehrzahl) gegen Benetzung (der Kalyptra!) empfindlich sind. Anders mag es sein bei aufrechtwachsenden, größeren, ihre Perianthien am Ende der Hauptsprosse tragenden Formen (*Plagiochila*) oder bei epiphytischen Arten, bei denen das Perianth normalerweise kaum einmal längere Zeit von Wasser bedeckt sein wird²⁾. GOTTSCHÉ's oben angeführte Beobachtung an

¹⁾ Natürlich sind die Perianthien, wie auch die Blätter, leicht von Wasser benetzbar.

²⁾ Es sei hier erwähnt, daß Embryonen von *Lophocolea heterophylla*, die ich in noch grünem, aber der Reife nahek Zustand samt den Perianthien und einem Stück des Stämmchens in Wasser legte, nach 8—14 Tagen voll ausgereift waren

Radula deutet bei dieser Form auf eine Beeinflussung hin (Nicht-ausreifen des Sporogons). Da es sich bei meinen Untersuchungen nur um die Prüfung der Bedeutung der blattartigen Hüllorgane handelte, habe ich die Kalyptra nicht entfernt.

Trotz der scheinbar in dieser Richtung zu deutenden Ergebnisse einiger meiner Versuche halte ich das Perianth nicht für einen wirksamen Schutz des Embryo gegen Tierfraß. In vielen Fällen habe ich nämlich beobachtet, daß die Spitzen von Sporogon tragenden Stämmchen, in die sich der Sporogonfuß eingebohrt hatte, angefressen waren und dabei auch der Embryo zerstört wurde. Es scheinen die nährstoffreichsten Gewebeteile zu sein, die von den Insekten vorgezogen werden. Es ist deshalb verständlich, daß, wenn in einem Rasen durch Abpräparieren des Perianths einige Embryonen frei zugänglich sind, diese dann zuerst angefressen werden. Jedenfalls kann man daraus nicht eine besondere Bedeutung des Perianths als Schutzorgan gegen Tierfraß ableiten: Wenn kein Embryo des Perianths beraubt ist, wird eben keiner besonders vorgezogen, sondern die Embryonen, die vom Perianth umgeben sind, unterliegen gleichmäßig der Beschädigung und Zerstörung durch Tierfraß.

Dafür, daß die Perianthbildung keine Notwendigkeit für den Embryo bedeutet, spricht auch die Tatsache, daß in den zahlreichen Fällen (ich erinnere mich an *Plagiochila asplenoides*, *Cephalozia reclusa*, *Leptoscyphus Taylora*), wo ich in der Natur ein auf einer Seite offenes Perianth beobachtete, keine Schädigung des Embryo festzustellen war. Ebenso beobachtete ich an einem natürlichen Standort einen wohlentwickelten Embryo von *Plagiochila asplenoides*, dessen Perianth bis auf einen niedrigen Kragen abgefressen war. Natürlich läßt sich auch hier der Einwand machen, daß diese Pflanzen unter ungünstigeren Bedingungen doch geschädigt worden wären, während perianthbesitzende Individuen unter denselben Bedingungen vom Perianth genügend geschützt gewesen wären. Jedenfalls aber deuten unsere Erfahrungen bis jetzt darauf hin, daß die Kalyptra allein genügt, den jungen Embryo zu schützen, und daß dieser in älteren Stadien des Schutzes durch das Perianth, auch nach Durchbrechen der Kalyptra, nicht mehr bedarf.

und ihren Stiel gestreckt hatten. Die Entwicklung war gegenüber den unter normalen Bedingungen gebliebenen Pflanzen beschleunigt. Bemerkenswert war noch, daß die Kalyptra nicht am Scheitel aufplatzte, sondern sich an der Basis löste und von dem sich streckenden Sporogon samt einigen unbefruchtet gebliebenen Archegonien, die an der Basis der Kalyptra saßen, hochgehoben wurde. Auch die Kapsel konnte nicht in Klappen aufreißen, sondern blieb geschlossen.

II. Abschnitt.

Die Beziehungen zwischen Sproßwachstum und Sporophyt.

Wir haben uns bisher mit solchen Hüllorganen um die Archegonien und Sporogone befaßt, die blattartige Auswüchse der Segmente darstellen und den Blättern der Stämmchen homolog sind. Im folgenden seien nun die Wachstumserscheinungen besprochen, denen das archegontragende Stämmchen selbst nach Reifung der Archegonien und beim Heranwachsen des Embryo unterworfen ist. Diese sind sehr mannigfacher Art und meines Wissens bisher noch nicht zusammenfassend dargestellt worden.

Der erste, der den hier zu behandelnden Erscheinungen ein intensiveres morphologisches Interesse und Verständnis entgegenbrachte, war GOTTSCHÉ, der Altmeister der morphologischen Lebermoosforschung. Seine Untersuchung über *Haplomitrium Hookeri* (mit vielen Bemerkungen über die „Fruchtbildung“ anderer Lebermoose) und die über die „Fruchtifikation der Jungermannieae geocalyceae“ sind klassische Arbeiten seiner Zeit (14 u. 15). Freilich konnte er damals noch zu keiner restlosen Klärung der hier in Betracht kommenden Erscheinungen gelangen, und einige Irrtümer, die ihm unterlaufen sind, sind insofern verhängnisvoll geworden, als sie bis in die neueste Zeit von seinen Epigonen immer wieder übernommen worden sind. Erst GOEBEL'S Untersuchungen haben wieder einen wesentlichen Fortschritt in unseren Auffassungen gebracht. Im übrigen kommen nur noch einige Einzeldarstellungen über die Bildung der sog. Fruchtsäcke in Betracht, die durch ihre besonders auffällige Gestalt das Interesse auf sich gelenkt haben (siehe weiter unten!). Ich will hier versuchen, eine zusammenfassende Darstellung der Wachstumserscheinungen des sporogontragenden Stämmchens zu geben, gestützt auf meine Untersuchungen an größtenteils europäischen Formen. Es hat sich nämlich gezeigt, daß die von GOEBEL an vorwiegend exotischem Material gefundenen Typen auch an Formen unserer Flora vorkommen, wenn auch nicht immer gleich

ausgeprägt. — Über die Kritik älterer Auffassungen siehe S. 110 ff., 114 ff. und 148 ff., sowie bei GOEBEL (10).

Ein prinzipieller Unterschied besteht in der hier zu behandelnden Hinsicht zwischen den Jubuleen und den Jungermanieen. Bei den Jubuleen bleibt der Embryo stets nur von dem angeschwollenen Archegonium umgeben und von diesem völlig eingeschlossen (Fig. 94 u. 95). Es besteht so eine große Gleichförmigkeit. Der Ast, an dessen Ende der Embryo steht, streckt sich etwas, ohne sich aber bedeutend zu verdicken. Die Kalyptra wird durch einen meist kurzen Fuß hochgehoben, der aber bei manchen Formen auch bedeutendere Länge erreichen kann (so bei *Physocolea unidentata*, Fig. 95). Das befruchtungsfähige Archegonium der Jubuleen sitzt fast ohne Fuß dem Stämmchen auf. Gleichzeitig mit dem Anschwellen des Archegonbauches schiebt sich durch Zellteilungen am Ansatz des Archegoniums der Fuß ein. Das Haustorium des Sporophyten ist breit kuchenförmig und liegt dem unteren verdickten Teil der Wandung des Archegoniumbauches an. Eine Auflösung von Zellen der Archegonwand durch den Fuß des Embryo dürfte kaum erfolgen, höchstens in ganz geringem Grade. Die Nährstoffe, die dem Embryo zugeführt werden, müssen alle aus dem Stämmchen durch den Fuß des Archegoniums in den unteren Teil der Archegonwand wandern und werden dort vom Fuß des Sporophyten aufgenommen.

Anders liegen die Verhältnisse bei den Jungermanieen. Hier ist der Embryo nur in seinen jüngsten Stadien vom Archegonium allein umgeben. Nach der Befruchtung des Archegoniums schwillt dieses nämlich nicht nur über seiner Ansatzstelle am Stämmchen an, sondern es verbreitert sich mitsamt der Anheftungsstelle am Stämmchen (Fig. 111). Der junge Embryo nimmt eine nach unten zugespitzte Gestalt an und dringt durch die verbreiterte Anheftungs-

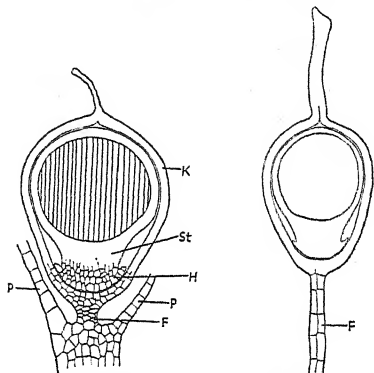


Fig. 94.

Fig. 95.

Fig. 94. *Lejeunea cavifolia*. Sporophyt, von dem herangewachsenen Archegonbauch eingeschlossen (im Längsschnitt). P = Perianth, K = die vom Archegonium gebildete Kalyptra, F = Fuß der Kalyptra, H = Fuß des Sporophyten, St = Stiel des Sporophyten.

Fig. 95. *Physocolea unidentata*. Längsschnitt durch den Sporophyten in der vom angeschwollenen Archegonbauch gebildeten Kalyptra. Der Fuß F der Kalyptra ist sehr lang und hat sich zwischen das Stämmchen und das befruchtete Archegonium eingeschoben und dieses dadurch hochgehoben.

stelle des Archegoniums in das Gewebe des Stämmchens ein (Fig. 96)¹⁾. Die Kalyptra der Jungermanieen ist dementsprechend in jüngeren Stadien glockenförmig, und erst später wird sie durch Anschwellen ihres oberen Teiles und relatives Engbleiben ihrer Ansatzstelle am Stämmchen mehr kugelförmig, entsprechend der Ausbildung der runden Sporenkapsel. Der Fuß der Jungermanieen behält auch später eine von der des flachen Fußes der Jubuleen abweichende Gestalt bei: er spitzt sich stets nach unten mehr oder weniger zu („Bohrspitze“). Das Eindringen des Sporophyten in das Stämmchen geschieht durch Auflösung von Stämmchengewebe, wahrscheinlich

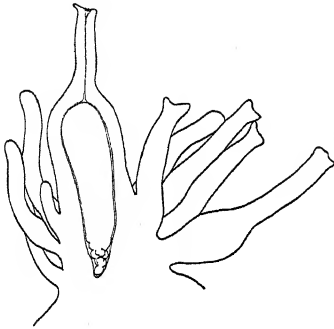


Fig. 96.

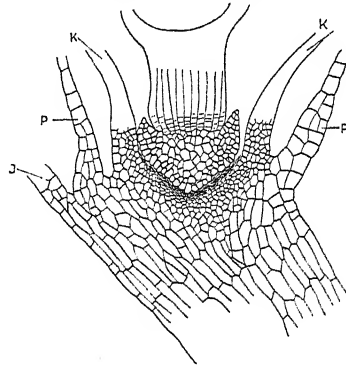


Fig. 97.

Fig. 96. *Plagiochila asplenioides*. Junger Embryo dringt in das Gewebe des Stämmchens ein. Rings an der Basis der Kalyptra sitzen die unbefruchtet gebliebenen Archegonien sowie ein zweites befruchtetes, dessen Embryo sich aber nicht weiter entwickelt (rechts unten). Darstellung im optischen Längsschnitt.

Fig. 97. *Leptoscyphus Taylori*. Spitze eines sporogontragenden Stämmchens, in das der Fuß des Embryo eingedrungen ist, im Längsschnitt. Der Fuß resorbiert die inhaltsreichen embryonalen Zellen an der Sproßspitze. Rings um den Fuß des Sporophyten lose, zusammengedrückte Zellreste, die durch Zerstörung des Sproßgewebes entstanden sind. P = Perianth, K = Kalyptra (durch den Schnitt oben zu weit auseinanderklaffend), J = Innovationssproß. Das Perianth ist an der Basis mehrschichtig.

durch eine vom Sporophyten ausgehende chemische Einwirkung. Genauere Untersuchungen über diesen Auflösungsvorgang liegen jedoch nicht vor. Offenbar verwendet der Embryo die Nährstoffe der zerstörten Zellen für seine eigene Entwicklung. Am Fuß des Embryo sieht man meistens bei genauer Beobachtung zusammengefallene lose Zellen, die zweifellos Reste der vom Embryo aufgebrauchten Zellen des Stämmchens darstellen (Fig. 97 u. 107). Die

¹⁾ Über die Entwicklung des Sporophyten siehe bei HOFMEISTER (19), LEITGE (26) KIENITZ-GERLOFF (21—23) u. a. Merkwürdigerweise scheint auf den Unterschied zwischen dem spitzen Embryo der Jungermanieen und dem plumpen der Jubuleen im jugendlichen Zustand bisher noch nicht hingewiesen worden zu sein.

ernährungsphysiologische Bedeutung dieses Vordringens des Embryo ist einleuchtend.

Gleichzeitig mit diesem Eindringen des Sporophyten in das Gewebe des Stämmchens finden in diesem reiche Zellteilungen statt und dadurch, sowie durch spätere Zellstreckung, erfolgt ein Wachstum, das in seinen verschiedenen Modifikationen die Ursache all der Erscheinungen darstellt, die nicht nur in der Marsupiferie im engeren Sinne, sondern auch in vielen anderen, bisher immer noch wenig beachteten oder falsch gedeuteten Erscheinungen ihren Ausdruck finden.

Wenn ich im folgenden versuchen will, die verschiedenen, hier in Betracht kommenden Wachstumsvorgänge zu gruppieren, so bin ich mir darüber klar, daß zwischen diesen mannigfache Übergänge und insbesondere Kombinationen der verschiedenen Typen vorkommen, und daß nur in den wenigsten Fällen diese Typen wirklich scharf

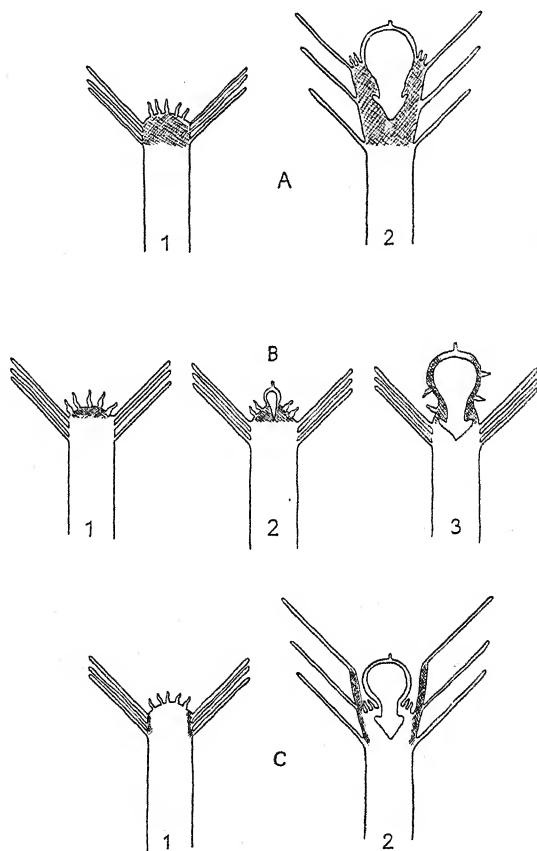


Fig. 98. Schematische Darstellung der drei Hauptwachstumstypen der Stämmchen mit heranwachsenden Embryonen bei den Jungermannieen. A Gleichmäßiges Wachstum der Sproßspitze, 1 vor der Befruchtung, 2 der Sporophyt hat sich in das gestreckte und verdickte Stämmchen eingebohrt. B Kegelförmiges Auswachsen des Sproßscheitels an der Ansatzstelle der Archegonien, Hochheben des befruchteten Archegoniums. 1 Vor der Befruchtung, 2 mit jungem, 3 mit älterem Embryo. C Ringförmiges Auswachsen der Sproßspitze um die Archegonien. 1 Vor der Befruchtung, 2 durch das ringförmige Auswachsen des Stämmchens wurde eine Hülle gebildet, der das Perianth und die Hüllblätter aufsitzen. In allen Fällen ist die auswachsende bzw. ausgewachsene Zone schraffiert.

getrennt realisiert erscheinen. Immerhin läßt sich deutlich auseinanderhalten:

1. Das Stämmchen wächst in die Länge und Breite, es verlängert und verdickt sich dadurch aber nur das massive Stengelgewebe, in das der Embryo sich einbohrt.
2. Durch besonders reiche Zellteilungen unmittelbar unterhalb der Archegonien an deren Ansatzstelle wächst der Sproßscheitel innerhalb des Perianths, dort, wo die Archegonien dem Stämmchen aufsitzen, aus. Dadurch wird das befruchtete Archegonium mitsamt den unbefruchtet gebliebenen kegelförmig hochgehoben. Nachdem der Embryo in den so gebildeten Gewebekegel eingedrungen ist, kann das Wachstum in der Richtung der Sproßachse rings um den Embryo fortgesetzt werden, was zu einem weiteren Hochheben des befruchteten Archegoniums führt.
3. Das Stämmchen wächst ringförmig um die ganze Archegoniengruppe aus und bildet so eine Hülle, der das Perianth und eventuell die Hüllblätter aufsitzen.

Die Schemata (Fig. 98) veranschaulichen die Meinung des Gesagten.

Auf diese drei Typen lassen sich alle Wachstumserscheinungen am sporogontragenden Sproß der Jungermanieen zurückführen. Typus 1 ist der wichtigste und tritt bei allen Jungermanieen auf; mit ihm können die beiden anderen Typen kombiniert sein. Durch besondere, in einseitigem Wachstum bei plagiotropen Sprossen begründete Abänderungen der Typen 1 und 3 entstehen die Gebilde, die schon längst als „Fruchtsäcke“ beschrieben worden sind.

Typus 1.

Es wurde schon erwähnt, daß der erste Wachstumstyp bis zu einem gewissen Grad bei allen Jungermanieen verwirklicht ist. Die Unterschiede, die wir finden, sind nur quantitativer Art. Einmal kann das Breiten- und Längenwachstum der Sproßspitze verschieden stark sein, und andererseits kann der Embryo verschieden tief in das Stämmchen eindringen. In den meisten Fällen wird das Stämmchen gegen die Spitze zu allmählich breiter, ohne daß diese Verbreiterung besonders auffallen würde (Fig. 99 u. 104). Stärker ausgeprägt ist die Anschwellung z. B. bei *Pedinophyllum interruptum* (Fig. 100) und vor allem bei der *Cephalozia* nahestehenden Gattung *Odontoschisma*, wo die kurzen weiblichen Äste mit dem Sporophyten, vor allem bei

O. Macouni, am Ende kopfförmig verdickt erscheinen (Fig. 101). Meist dringt der Sporophyt nur mit dem Fuß in das Stämmchen ein, während die Kapsel von der Kalyptra umhüllt bleibt. Auch der Fuß bohrt sich bei den verschiedenen Arten verschieden tief ein, wofür die Fig. 97, 99, 100 und 102 einige Beispiele geben mögen. Das befruchtete Archegonium hat sich in allen diesen Fällen stark ausgedehnt und gibt der Sporenkapsel in sich Raum. Es erscheint blasenförmig aufgetrieben und verengert sich wieder an seiner Basis,



Fig. 99.

Fig. 100.

Fig. 101.

Fig. 102.

Fig. 99. *Cephalozia reclusa*. A Weiblicher Geschlechtsast mit befruchtungsfähigen Archegonien, B mit fast reifem Sporogon. Der Fuß des Sporophyten ist in die verdickte Sproßspitze eingedrungen. H = Hüllblätter, P = Perianth, K = Kalyptra. Beide Figuren in derselben Vergrößerung.

Fig. 100. *Pedinophyllum interruptum*. Sproßspitze mit Sporophyt im Längsschnitt. Der Fuß des Sporophyten ist in die stark verdickte Sproßspitze eingedrungen. P = Perianth.

Fig. 101. *Odontoschisma Macouni*. Längsschnitt durch einen weiblichen Geschlechtsast mit jüngeren Sporophyten in der Kalyptra, daneben zwei unbefruchtete Archegonien (etwas schematisiert). Die Spitze des Astes, in die der Fuß des Sporophyten eingedrungen ist, ist kopfförmig angeschwollen (nach EVANS aus MÜLLER).

Fig. 102. *Madotheca platyphylla*. Weiblicher Geschlechtssproß mit Sporophyt, Längsschnitt. Der Fuß ist in das verdickte Stämmchen eingedrungen. Das Perianth P ist in seinem unteren Teil durch perikline Teilungen zwei- bis dreischichtig geworden. Das Perianth geht allmählich in das Stämmchen über.

dort, wo es dem Stämmchen aufsitzt. Diese Gestalt entspricht natürlich der des Sporophyten: An der Ansatzstelle der Kalyptra am Stämmchen geht auch die Sporenkapsel in den schmälere Sporogonstiel über. Dieses Eindringen des Fußes des Sporophyten in das Stämmchen ist schon lange bekannt, und GORTSCHE hat schon,

wenn auch etwas zögernd, eine im wesentlichen richtige Anschauung ausgesprochen (14, S. 325). Um so merkwürdiger ist, daß die Erscheinung der Coelocaulie bis in die jüngste Zeit immer noch verkannt wurde (näheres über die Literatur S. 110 ff.), und doch ist die eigentliche Coelocaulie nur eine ausgeprägtere Form des beschriebenen Vorganges und mit ihm durch Übergänge verbunden. Sie besteht darin, daß auch die Sporenkapsel in das Stämmchen eindringt und dementsprechend die Kalyptra sich nicht mehr so mächtig entwickelt.

Anthelia Juratzkana bildet einen Übergang in dieser Hinsicht (Fig. 103): Die Kalyptra ist zwar noch bedeutend entwickelt, umfaßt aber nicht mehr die ganze Sporenkapsel, deren unterer Teil schon im Stämmchen steckt. Die Kalyptra kann sich deshalb an

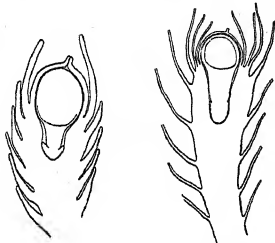


Fig. 103.

Fig. 104.

Fig. 103. *Anthelia Juratzkana*. Längsschnitt durch Sproßspitze mit Sporophyt. Der Sporophyt ist auch mit dem unteren Teil der Kapsel in das Stämmchen eingedrungen, weshalb sich die Kalyptra an ihrer Ansatzstelle am Stämmchen nicht mehr verengen kann. Perianth und Blätter sind an ihrer Basis mehrschichtig.

Fig. 104. *Gymnomitrium concinnatum*. Sproßspitze mit Sporophyt, Längsschnitt. Der Sporophyt ist ziemlich tief in das verdickte Stämmchen eingedrungen.

ihrer Basis nicht mehr verengen, sondern sitzt glockenförmig dem Stämmchen auf. Ganz ähnlich verhält sich *Gymnomitrium concinnatum* (Fig. 104), während bei *G. andreaeoides*, einer Zeichnung von GOEBEL zufolge (Org. II, S. 857) der Sporophyt noch etwas tiefer in das Stämmchen eingedrungen zu sein scheint. Das Zustandekommen dieser Erscheinung dürfte dem Verständnis keine Schwierigkeiten bereiten, soll aber durch einige Figuren von *Gymnomitrium concinnatum* noch erläutert werden (Fig. 105—107). Gleichzeitig mögen diese Figuren als Beispiele für den ersten Wachstumstypus überhaupt dienen. Aus den Figuren geht hervor, daß es sich nicht um eine Verwachsung des unteren Teils der Kalyptra mit dem Stämmchen handeln kann, wie sie gewöhnlich angenommen wird.

Bei *Schistochila* (*Gottschea*) endlich ist völlige Coelocaulie eingetreten (vgl. GOEBEL, 10). Der Embryo ist ganz in das sich verdickende Stämmchen eingedrungen; das Stämmchen geht allmählich mit flacher Spitze in den Bauchteil des befruchteten Archegoniums über. Eine Kalyptra ist hier so gut wie gar nicht ausgebildet (Fig. 108—109). Bemerkenswert erscheint hier noch die, dem Übergang des Stämmchens in das befruchtete Archegonium entsprechende Spitze am Scheitel des Sporophyten bei *Schistochila*

longifolia (Fig. 109), die bisher, wie es scheint, noch nicht beachtet worden ist¹⁾.

In diesem Zusammenhang sind auch die noch bis in die all jüngste Zeit falsch gedeuteten Verhältnisse in der Gattung *Harpanthus* zu besprechen (Fig. 111 u. 112). Die Archegonien sitzen bei *H. Flotowianus* an der Spitze kurzer ventraler Ästchen, die nur kleine Blättchen tragen (vgl. S. 49). Nach der Befruchtung wächst

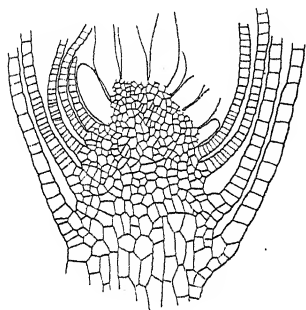


Fig. 105.

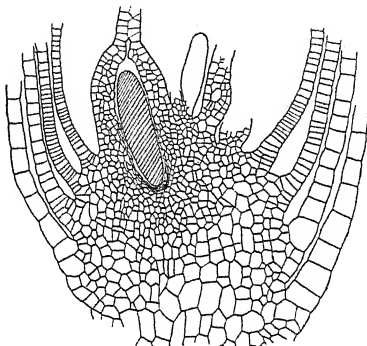


Fig. 106.

Fig. 105. *Gymnomitrium concinnatum*. Längsschnitt durch die Spitze eines Sprosses mit befruchtungsfähigen Archegonien (meist nur angeschnitten). Das Gewebe des Sprosses ist unterhalb der Archegonien noch embryonal (Mikrotomschnitt).

Fig. 106. *Gymnomitrium concinnatum*. Längsschnitt durch die Spitze eines Sprosses mit jungem Embryo. Beim Eindringen des Embryo werden die embryonalen Zellen der Sproßspitze aus dem Gewebeverband losgelöst und resorbiert. Der Basalteil des Embryo ist von solchen Zellresten umgeben (Mikrotomschnitt).

nun dieser Ast stark heran und wird dicker und länger. Gleichzeitig bohrt sich der Fuß des Sporophyten in das an der Spitze aufgerichtete Stämmchen ein. Die Hüllblätter vergrößern sich nicht oder kaum, rücken aber durch die starke Verdickung und Streckung

¹⁾ Von anderen Gattungen (*Acrobolbus*, *Lethocolea*) sind solche Spitzen bekannt und wurden, da es sich bei diesen Gattungen um marsupifere Formen handelt, als Bohrspitzen gedeutet, die dem Sporophyten das Herausdringen aus der Marsupienröhre erleichtern sollen (vgl. GOEBEL, Org. II, S. 868 u. 869, MÜLLER, 36, I, S. 851 und GOEBEL, 10, S. 157 u. 166). Meiner Ansicht nach dürfte den Spitzen diese Bedeutung kaum zukommen, da die langgestreckten Sporophyten ohne diese Spitze zweifellos ebenfalls aus der Röhre gleiten können. *Calypogeia*, *Gongylanthus*, *Geocalyx* und andere Formen mit nach demselben Typus gebauten Fruchtsäcken haben ja auch keine „Bohrspitze“. Bei *Schistochila* ist eine solche Funktion überhaupt illusorisch. Vielmehr scheint mir diese Spitze ein bedeutungsloser Auswuchs zu sein, der in Beziehung steht zu dem Eindringen der Kapsel in ein ursprünglich massives Gewebe, dem das befruchtete Archegonium nur als Spitze oben aufsitzt. Durch die Spitze am Sporophyten wird dessen Gestalt der des von der Kalyptra gekrönten verdrängten Gewebekomplexes angeglichen.

des Ästchens weit auseinander. Der entwickelte Fruchttast erscheint deshalb als ein aus enger Basis am Hauptast entspringendes, nach oben sich verdickendes keulenförmiges Gebilde, an dem die kleinen Blättchen, die häufig später vertrocknen und abfallen, kaum bemerkt werden. Wäre das Stämmchen mit gut ausgebildeten Blättern be-



Fig. 107.

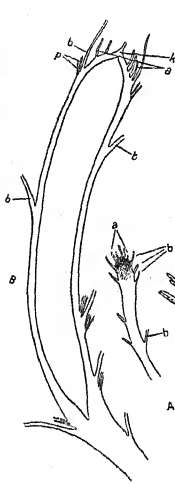


Fig. 108.

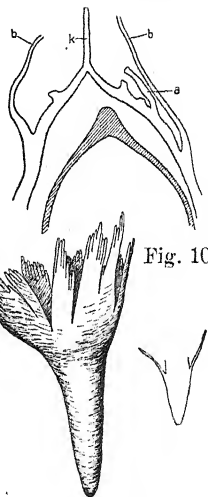


Fig. 110.

Fig. 107. *Gymnomitrium concinnatum*. Längsschnitt durch den Fuß eines Sporogons mittlerer Entwicklung, der in das Gewebe der Sproßspitze eingedrungen ist. Der Fuß des Sporophyten ist rings umgeben von den Resten der resorbierten Zellen des embryonalen Gewebes der Sproßspitze. Mikrophotographie eines Mikrotomschnittes, gefärbt mit EHRLICH'schem Hämatoxylin (phot. Prof. Dr. HIRMER).

Fig. 108. *Schistochila longifolia*. A Längsschnitt durch die Spitze eines Sprosses mit befruchtungsfähigen Archegonien. Das embryonale Gewebe ist durch Schraffierung angedeutet; unten geht es allmählich in die Streckungszone über. B Längsschnitt durch die Spitze eines Sprosses mit eingedrungenem Sporophyten (Sporogon reif, nicht eingezeichnet). b = Blattansätze, a = Archegonien, p = Paraphyllen, k = das befruchtete Archegonium. Beide Figuren in derselben Vergrößerung.

Fig. 109. *Schistochila longifolia*. Scheitel eines Sprosses mit eingedrungenem Sporogon (fast reif), dessen Wandung durch Schraffierung hervorgehoben ist. Am Scheitel der Sporogonkapsel ist die Kapselwand zu einer Spitze verdickt, die dem Übergang des Sproßscheitels in den Halsteil des befruchteten Archegoniums entspricht (durch den Schnitt ist die Kapselwand von der Sproßwandung entfernt). a = unbefruchtete Archegonien, b = die jüngsten Hüllblätter, k = das befruchtete Archegonium (Mikrotomschnitt).

Fig. 110. *Schistochila longifolia*. Fuß eines reifen Sporogons. Die Spitze des Fußes ist lang zapfenförmig, der Haustorialkragen in einzelne Lappen zerteilt und nur einschichtig. Daneben in schwächerer Vergrößerung derselbe Fuß im optischen Längsschnitt (etwas schematisiert).

deckt, so wäre seine Natur als vom Fuß des Sporophyten ausgehölter Fruchttast wohl eher erkannt worden. So glaubte man aber ein fleischiges Perianth vor sich zu haben, mit dessen Innenwand die Kalyptra bis zur Hälfte verwachsen sein sollte (siehe

MÜLLER, 36, I, S. 831; über die Kritik dieser Auffassung siehe S. 112). Aus der Entwicklungsgeschichte geht aber die oben gegebene Deutung klar hervor, wonach diese Hülle als ausgehöhlter, herangewachsener Fruchtabast zu betrachten ist, auf dem oben, wie gewöhnlich, Kalyptra und Perianth sitzen. Es handelt sich also um eine teilweise Coelocaulie, ähnlich wie bei *Anthelia*. Über *Harpanthus scutatus*, das sich in der hier geschilderten Hinsicht ebenso verhält, siehe auch S. 97.

Noch auf einen allgemeinen Punkt ist hinzuweisen, der das Verhältnis zwischen dem Eindringen des Sporophyten und dem gleichzeitigen Wachstum des Stämmchens, in das der Sporophyt bei den Jungermanieen eindringt, betrifft. Es ist keineswegs notwendig, daß der Fuß des Sporophyten die ganze Länge des Stämmchens von der Ansatzstelle der Kalyptra bis zu dem tiefsten Punkt, den der Fuß erreicht, „ausgebohrt“, d. h. das Gewebe aufgelöst hat. Zur Beurteilung

dieser Frage, deren Bedeutung besonders in ernährungsphysiologischer Hinsicht liegt, wären genaue Messungen des Wachstums der einzelnen Partien am Stämmchen erforderlich. Hier soll nur kurz auf die Möglichkeiten hingewiesen werden. Wenn das Stämmchen auch an den Partien weiter in die Länge wächst, die bereits vom Fuß des Sporophyten ausgehöhlt sind, so ist die tatsächlich von ihm aufgelöste Gewebesubstanz geringer als die scheinbare, d. h. als der ganze Hohlraum im Stämmchen vom Ansatz der Kalyptra bis zum Sporogonfuß. Dieser Hohlraum, in dem der Sporophyt steckt, soweit er ins Stämmchen eingedrungen ist, ist nur dann gleich dem Volumen der tatsächlich zerstörten Gewebesubstanz, wenn

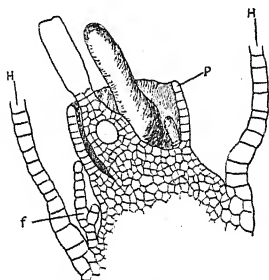


Fig. 111.

Fig. 111. *Harpanthus Flotowianus*. Längsschnitt durch die Spitze eines weiblichen Geschlechtsastes mit jungem Embryo (das Perianth ist halbiert dargestellt). Das befruchtete Archegonium ist angeschwollen und geht mit breiter Basis in das Stämmchen über. P = Perianth, H = Hüllblätter, f = fädige Paraphyse in der Achsel eines Hüllblattes. Auch innerhalb des Perianths eine papillenartige Paraphyse.

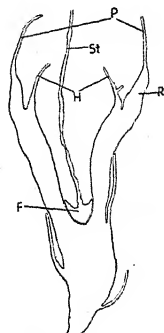


Fig. 112.

Fig. 112. *Harpanthus Flotowianus*. Weiblicher Geschlechtsast mit reifem Sporophyten. Der Fuß ist in das Stämmchen eingedrungen, das an seiner Basis schmal ist, sich aber gegen die Spitze stark verdickt. Durch bedeutende Streckung des Stämmchens sind die Blättchen weit auseinander gerückt. P = Perianth, H = Kalyptra, R = ringförmiges Übergangsgewebe zwischen Perianth und Stämmchen, St = Sporogonstiel, F = Fuß des Sporogons.

das Stämmchen oberhalb des Sporogonfußes rings um den Sporophyten nicht mehr in die Länge gewachsen ist. Dieser extreme Fall dürfte aber, meinen Beobachtungen zufolge, wohl nie realisiert sein. Wie stark das Stämmchen während des Eindringens des Embryo bei *Schistochila longifolia* noch heranwächst, geht aus Fig. 108 hervor, wo der Längsschnitt eines Sprosses mit befruchtungsfähigen Archegonien und der eines solchen mit reifem Sporogon im selben Maßstab dargestellt ist. Das Gewebe, in das der Embryo eindringt, ist stets noch embryonal, worauf GOEBEL schon aufmerksam gemacht hat. Allerdings konnte ich bei den von mir untersuchten Formen nicht gerade ein dem Eindringen des Sporophyten entsprechendes besonders vorgebildetes Gewebe finden. Der Embryo dringt vielmehr in das länger embryonal gebliebene Gewebe der Stämmchen spitze ein, das reich mit Reservestoffen versehen erscheint. Erst wenn der Sporophyt der Reife entgegengeht, geht das Stämmchengewebe rings um den Sporophyten nach Streckung in den Dauerzustand über, und nur in der nächsten Nachbarschaft des Sporogonfußes zeigt es noch embryonalen Charakter (vgl. die Fig. 105—107).

Bei den Sprossen mancher horizontal wachsender Arten verdickt sich das Stämmchen stark einseitig an der Ventralseite, so daß eine ventrale Ausbeulung des Stämmchens gebildet wird, in die der Sporophyt eindringt (GOEBEL's *Thylimanthus*-Typ). Das Auftreten dieser ventralen Ausbeulungen zeigt deutliche Beziehungen zu den Symmetrieverhältnissen des Sproßgipfels, auf die wir kurz eingehen wollen.

Bei der Mehrzahl der flach kriechenden Lebermoose ist wenigstens der Sproßgipfel der wachsenden Sprosse aufgerichtet (wohl durch negativen Geotropismus); erst die älteren Sproßteile kommen in die horizontale Lage. Auch die mit Archegonien besetzten Sproßgipfel sind aufgerichtet. Bei diesen fertilen Sprossen legt sich nun aber auch im älteren Zustand die archegontragende Spitze nicht mehr horizontal, sondern bleibt aufgerichtet, während sie sich, durch die besprochenen Wachstumserscheinungen, rings verdickt und streckt. So hat der Embryo, dessen Wachstum in der Schwerkraftsrichtung stattfindet, in dem aufgerichteten, verdickten und gestreckten Sproßende Platz, sich mit seinem Fuß einzubohren¹⁾. Diese Aufrichtung

¹⁾ Es braucht wohl kaum besonders betont zu werden, daß das, was hier über Geotropismus und Schwerkraft gesagt wird, nur für auf horizontaler Unterlage wachsende Formen Geltung haben kann, nicht aber beispielsweise für Epiphyten, bei denen das Wachstum durch andersgeartete Reizbarkeit bestimmt wird. Im

betrifft meist nur die Endknospe; bei *Jamesoniella autumnalis* dagegen ist ein auffallend langes Sproßstück knieförmig aufgebogen (nach Fig. 287 in MÜLLER, 36, I, S. 577), aber nur an archegontragenden Sprossen¹⁾.

Betrachten wir dagegen das Wachstum einer Sproßspitze von *Prasanthus suecicus*, einer Art, bei der sich der Fuß des Sporophyten in eine deutliche Ausbeulung an der ventralen Sproßseite einbohrt. Hier ist gewissermaßen der Plagiotropismus des Sprosses noch viel stärker ausgeprägt. Die Sproßspitzen sind so gut wie überhaupt nicht aufgerichtet, sondern wachsen plagiotrop weiter (Fig. 113). Nach Anlegung von Archegonien richtet sich die Sproßachse an der Spitze zwar etwas auf, aber nicht so weit, daß die Sproßspitze über die obere Kante des horizontal wachsenden Stämmchens hochwachsen würde. Es wächst nur die ventrale Seite des Sprosses fort, während sich die dorsale nicht vergrößert. Die Folge dieses einseitigen Wachstums ist schließlich die, daß, ähnlich der Bildung einer scheinbaren Blattspitze am *Iris*-Blatt, eine scheinbare Sproßspitze entsteht, die wirkliche Sproßspitze mit den Archegonien aber auf die scheinbare Dorsalseite verschoben erscheint (Fig. 114). Denkt man sich in Fig. 114 die Sproßspitze in der Richtung des Pfeiles gestreckt, so wäre das bei den keine Ausbeulung bildenden Formen gewöhnliche Verhalten erreicht. Man kann sich die Verhältnisse bei *Prasanthus* als eine der Unterlage möglichst genäherte Form der Aufrichtung des Sproßgipfels plausibel machen. Fig. 115 stellt die Wachstumserscheinungen schematisch dar. Wenn wir uns die Lebensverhältnisse der Art vergegenwärtigen, so erscheint uns dieses Verhalten auch durchaus angebracht. *Prasanthus suecicus* ist vor allem in der alpinen Region der arktischen Länder verbreitet, aber auch in den Alpen nachgewiesen. Es ist z. B. in Schwedisch-Lappland eine typische Form der „*Cesio-Lichen*-Gesellschaft“, die von VESTER-

einzelnen fehlen heute noch die nötigen experimentellen Untersuchungen, um Sicheres über das Vorhandensein der verschiedenen Tropismen aussagen zu können (vgl. NEMEC, 38).

¹⁾ Bei manchen aufrecht wachsenden Formen ist dagegen die Sproßspitze nach der Ventralseite hin umgebogen, so z. B. bei *Plagiochila asplenioides* und *Pleuroschisma trilobatum*. Die Seite, nach der die Sproßspitze abgebogen ist, steht also nicht in Beziehung zu der Ober- oder Unterschlächtigkeit der Blätter, wie oft angenommen wird. Bei *Plagiochila asplenioides* sind auch die befruchtungsfähigen Archegonien nach der Ventralseite hin gewendet, und erst nach der Befruchtung (auch bei Ausbleiben der Befruchtung nach einer gewissen Zeit) richtet sich die Sproßspitze auf, so daß der Fuß des aufrecht wachsenden Embryo in der Richtung des Stämmchens in dieses eindringen kann.

GREN als typische Besiedlung des Gipfels trockener, früh schneefrei werdender und windexponierter Moränenhügel beschrieben worden ist (58). Wie *Gymnomitrium coralloides*, mit dem es häufig vergesellschaftet ist, ist unser Moos ein ausgesprochener Xerophyt und wohl der extremste unter den Jungermaniaceen unserer Flora. Die breiten Blätter sind äußerst dicht schuppenartig gestellt, die Zellwände äußerst derb und, was uns hier am meisten interessiert, der Wuchs ganz dem Erdboden angedrückt, so daß, bei reicher Verzweigung und Bildung von tief in den Boden eindringenden rhizomartigen

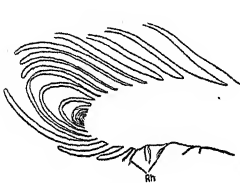


Fig. 113.

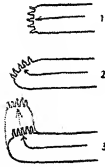


Fig. 115.

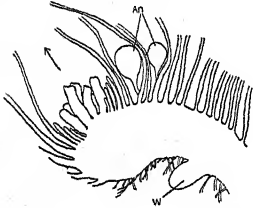


Fig. 114.



Fig. 116.



Fig. 117.

Fig. 113. *Prasanthus suecicus*. Spitze eines vegetativen Sprosses, längs. Der Sproßgipfel ist nicht aufgerichtet. Die Blätter stehen dicht schuppenartig, die jüngsten sind zweimal getroffen, von den älteren nur der Dorsalrand. Rh = Rhizoiden.

Fig. 114. *Prasanthus suecicus*. Längsschnitt durch eine Sproßspitze mit befruchtungsfähigen Archegonien. Diese erscheinen nach der Dorsalseite des Sprosses verschoben. Denkt man sich die Sproßspitze in der Richtung des Pfeiles gestreckt, so erhält man die Verhältnisse bei der Mehrzahl der Formen mit kriechenden Sprossen, bei denen keine ventrale Ausbeulung gebildet wird. An = Antheridien, W = Anlage eines „Wurzelsprosses“.

Fig. 115. Schema über die Wachstumsverhältnisse an einem archegontragenden Sproß von *Prasanthus*. Durch eine Linie ist die Achse des Sprosses, durch einen Pfeil dessen wirkliche Spitze angedeutet. In 3 ist punktiert der bei den meisten Formen übliche Typ der Aufrichtung der Sproßspitze dargestellt.

Fig. 116. *Prasanthus suecicus*. Längsschnitt durch eine Sproßspitze mit Embryo.

Fig. 117. *Prasanthus suecicus*. Längsschnitt durch die Spitze eines Sprosses mit reifem Sporogon. K = Kalyptra (aufgerissen).

Sprossen, feste, niederliegende und verworrene Rasen gebildet werden (vgl. die offenbar verwandte *Stephaniella*, Org. II, S. 788). Offenbar wäre die weibliche Sproßspitze mit den Archegonien, wie auch die Spitze steriler Sprosse, zu ungeschützt, wenn sie sich über das Substrat aufrichten wollte. Ob bei allen Formen, die ein Marsupium

vom *Thylimanthus*-Typ bilden, eine ähnliche Beziehung zu den Lebensbedingungen herrscht, wäre zu prüfen. — GOEBEL hat zuerst auf diese „Dorsiventralität“ der „Blüte“ bei Marsupiferen vom *Thylimanthus*-Typ hingewiesen, die, wie wir gesehen haben, auf das Sich-nicht-Erheben der Endknospe zurückzuführen ist und insofern in Beziehung steht zu der Bildung der ventralen Ausbeulungen. Der Begriff der „Dorsiventralität“ bezieht sich hier nur auf die nachträgliche Stellung der Archegonien auf der scheinbaren Oberseite des Sprosses und ist etwas anderes, als die Dorsiventralität in der Anlage der Archegoniengruppen bei *Radula* und *Chiloscyphus* (vgl. S. 4). Dort sind Archegonien nur aus seitlichen Segmenten hervorgegangen, während das ventrale Segment steril blieb. Es war dort also derselbe Fall, der für die Entstehung der Antheridien die Regel ist. Diese finden sich bekanntlich meistens nur in den Achseln von Seitenblättern, während nur selten auch in den Achseln von Amphigastrien Antheridien auftreten (vgl. SCHIFFNER, 49, S. 146).

Übrigens ist diese nachträgliche Dorsiventralität keine notwendige Bedingung für die Bildung der Ausbeulungen. Wie aus dem Angeführten schon hervorgeht, handelt es sich lediglich darum, dem eindringenden Sporophyten Raum zu geben. Wenn deshalb der Sporophyt tief genug in das Stämmchen eindringt, so tief, daß das aufgerichtete Sproßstück ihm nicht genügend Raum gibt, so wird auch bei solchen Formen eine ventrale Ausbeulung gebildet. *Harpanthus scutatus* ist ein gutes Beispiel als Beleg für das Gesagte. Obwohl sich die Spitze des weiblichen Geschlechtsastes bedeutend in der Richtung der Schwerkraft streckt, gibt sie dem tief eindringenden Embryo doch nicht genügend Raum. Wir sehen deshalb die Ventralseite ausgebeult (Fig. 118). In Fig. 119 ist die Abhängigkeit der Bildung der Ausbeulungen von der Aufrichtung der Sprosse einerseits und dem Maße des Eindringens des Sporophyten andererseits schematisch dargestellt.

Bei *Prasanthus* setzt sich die Förderung des Längenwachstums auf der ventralen Seite auch nach der Befruchtung fort und bedingt ein weiteres Abrücken der Archegonien und des Embryo von der scheinbaren Sproßspitze (Fig. 116). Dazu kommt jetzt das Wachstum senkrecht dazu, das die Ausbeulung an der ventralen Seite bedingt, in die sich der Fuß des Sporophyten einbohrt (Fig. 117).

Ähnlich wie *Prasanthus* bilden auch Arten der Gattung *Alicularia* eine Ausbeulung an der ventralen Seite der Sprosse, in die sich der Sporophyt einbohrt. Deutlich treten gerade in dieser Gattung die Beziehungen zur Wachstumsrichtung des Sprosses hervor:

Die Ausbeulungen werden gebildet bei *Alicularia geoscypha* (Fig. 138 bis 140) und *A. Breidlerii*, zwei Arten, die flach auf dem Substrat kriechen. *Alicularia compressa* (Fig. 141 u. 142) und *A. scalaris* haben aufgerichtete Sproßenden und bilden, entsprechend dem oben Ausgeführten, auch keine Vortreibungen des Stämmchens an dessen Ventralseite. Von *Alicularia geoscypha* werden noch zwei aufrecht wachsende Formen, f. *suberecta* und f. *erecta*, angeführt, bei denen sich die Ausbeulungen ebenfalls nicht bilden. Gerade bei *Alicularia* ist

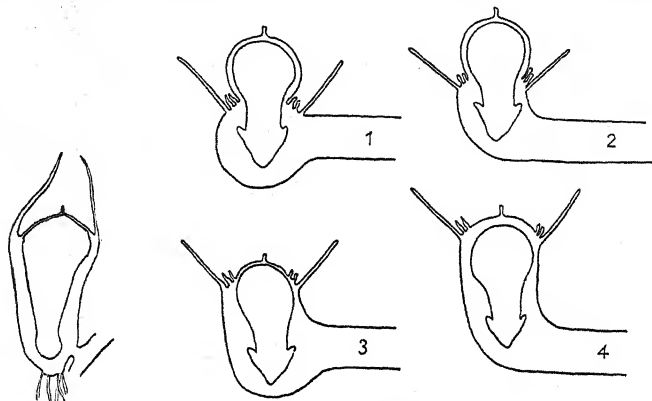


Fig. 118.

Fig. 119.

Fig. 118. *Harpanthus scutatus*. Weiblicher Geschlechtsast, in den ein Sporophyt eingedrungen ist, längs (etwas schematisiert). Die Unterseite des Fruchtastes wölbt sich beulenartig vor (nach MÜLLER).

Fig. 119. Schematische Darstellung der Abhängigkeit der Bildung von ventralen Ausbeulungen an sporogontragenden Stämmchen von dem Grade der Aufrichtung der Stämmchen und dem Eindringen des Sporophyten in das Stämmchen.

- 1: Stämmchen nicht aufgerichtet, die Archegonien sitzen auf der scheinbaren Oberseite des Stämmchens. Ausbeulung auch schon bei nur geringem Eindringen des Sporophyten (*Prasanthus*).
- 2: und 3: Geringe Aufrichtung der Sproßspitze; Ausbeulung nur bei tiefem Eindringen des Sporophyten in das Stämmchen (*Harpanthus scutatus*).
- 4: Bei genügend weiter Aufrichtung des Stämmchens wird auch bei tiefem Eindringen des Sporophyten keine Ausbeulung gebildet.

also deutlich zu beobachten, daß die Ausbeulungen um so mehr in Erscheinung treten, je weniger sich die Sproßspitze aufrichtet. — Im übrigen wird *Alicularia* später besprochen werden (S. 118 ff.).

Bei den genannten europäischen Formen dringt nur der Fuß in das in der beschriebenen Weise gebildete Gewebe ein, während die Sporenkapsel in dem angeschwollenen Archegonbauch steckt (über *Harpanthus scutatus* siehe S. 97!). Sie verhalten sich in dieser Hinsicht also wie die Mehrzahl auch der aufrecht wachsenden Formen, bei denen ebenfalls nur der Fuß in das verdickte Stämmchengewebe eindringt. Nun gibt es aber auch unter den extrem plagiotrop

wachsenden, also ventrale Ausbeulungen bildenden Formen „coelocaulle“, d. h. solche, bei denen sich das befruchtete Archegonium nicht zu einer bedeutenden Kalyptra entwickelt, sondern wo der Sporophyt ganz in das Gewebe des Stämmchens, in diesem Falle eben in die Ausbeulung, eindringt (vgl. *Schistochila* unter den aufrecht wachsenden). Das ist der Fall bei *Thylimanthus* und anscheinend auch bei *Marsupellopsis* und *Marsupidium* (GOEBEL, 10, S. 124—141). Diese Formen haben dementsprechend viel ausgeprägtere Marsupien, da der ganze Embryo in ihnen Platz haben muß. — Näheres über die Fruchtsackbildung dieser Gattungen bei GOEBEL, l. c., und Org. II, S. 864.

Typus 2.

Betrachten wir nun die Fälle, wo das Stämmchen an der Ansatzstelle der Archegonien besonders stark auswächst und die Archegonien innerhalb des Perianths dadurch hochgehoben werden!

Wir haben ein sicheres Merkmal, zu erkennen, ob bei einer Form ein solches Wachstum stattgefunden hat. In diesem Fall ist nämlich bei der Bildung der Kalyptra Gewebe des Sproßgipfels beteiligt. Ob dies der Fall ist, ersehen wir daraus, daß dann unbefruchtete Archegonien, die ja ursprünglich am Sproßscheitel standen, an der „Kalyptra“ sitzen. Man kann sich fragen, ob man dem so entstandenen Organ noch mit Recht die Bezeichnung Kalyptra zukommen läßt, oder ob man mit diesem Wort nicht nur das befruchtete Archegonium bezeichnen soll. GOEBEL (Org. II, S. 859) will tatsächlich diesen Begriff nur auf den herangewachsenen Archegonbauchteil anwenden. Da indessen meist keine scharfe Grenze besteht zwischen dem in der Mitte hochgewachsenen Sproßscheitel und dem Archegonbauch, so glaube ich, man bezeichnet als Kalyptra am besten die ganze das Sporogon direkt umgebende Hülle, soweit sie sich über die ursprüngliche Ansatzstelle der Archegonien, die später meistens noch an der Lage der Insertion des Perianths (wo dieses fehlt der Hüllblätter) am Stämmchen erkennbar ist, erhebt. Um die Herkunft der einzelnen Teile zu bezeichnen, kann man von dem befruchteten Archegonbauch bzw. von der Sproßkalyptra sprechen. Auf einer Sproßkalyptra sind also die unbefruchtet gebliebenen Archegonien zerstreut. Näheres über die Unterschiede gegenüber der eigentlichen Coelocaulie wird S. 104 angegeben werden. Es sei noch erwähnt, daß der Begriff der Sproßkalyptra hier in einem engeren Sinne gemeint ist als ihn LINDBERG anwandte, der auch das

Stämmchengewebe, in das der Embryo bei den Coelocaulen eingedrungen ist, eine Sproßkalyptra (thalamogene Kalyptra) nannte (vgl. S. 111).

Meist ist das Stengelgewebe an der Stelle, wo die Archegonien sitzen, nur wenig in die Höhe gewachsen. Die unbefruchteten Archegonien sitzen dann, wenig erhoben, rings an der Basis der Kalyptra. Als Beispiele nenne ich *Blepharostoma trichophyllum*, *Ptilidium pulcherrimum* (Fig. 120), *Lepidozia reptans* (Fig. 121), *Lophozia incisa* und *Plagiochila asplenioides*. Es kommt dies dadurch zustande,

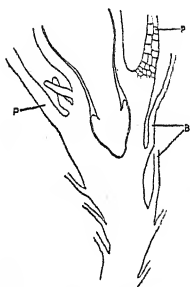


Fig. 120.

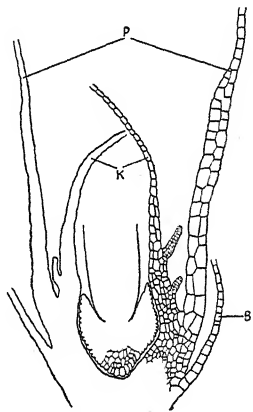


Fig. 121.

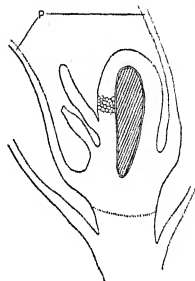


Fig. 122.

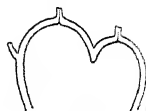


Fig. 123.

Fig. 120. *Ptilidium pulcherrimum*. Spitze eines archegontragenden Stämmchens, längs. Der Fuß des Embryo ist in die verdickte Sproßspitze eingedrungen. An der Basis der Kalyptra sitzen die unbefruchtet gebliebenen Archegonien. Das Perianth P ist an der Basis mehrschichtig. B = Blätter.

Fig. 121. *Lepidozia reptans*. Längsschnitt durch die Spitze eines sporogontragenden Stämmchens. An der Basis der Kalyptra K sitzen die unbefruchtet gebliebenen Archegonien. Die Kalyptra ist an der Basis mehrschichtig. Das Perianth P ist im unteren Teil durch perikline Teilungen zweischichtig geworden. B = Blatt.

Fig. 122. *Ptilidium pulcherrimum*. Längsschnitt durch die Spitze eines Stämmchens mit jungem Embryo. Der Embryo (schraffiert) dringt in das ausgewachsene Gewebe des Stämmchens ein. Oberhalb der punktierten Linie ist das Gewebe noch embryonal und geht allmählich unten in Streckung über. P = Perianth. (Mikrotomschnitt.)

Fig. 123. *Prasanthus suecicus*. „Zwillingskalyptra“, entstanden durch Befruchtung von zwei Archegonien und Eindringen der beiden Embryonen dicht nebeneinander in das hochgewachsene Stämmchengewebe (Längsschnitt). An der Kalyptra sitzen auch unbefruchtete Archegonien.

daß der Sproßscheitel mit den Archegonien nach der Befruchtung kegelförmig auswächst (vgl. Fig. 98 B). Das befruchtete Archegonium dehnt sich dann aus und mit ihm der Teil des Gewebekegels, wo das Archegonium aufsitzt. Sodann dringt der Embryo in den

Kegel ein und höhlt ihn aus. So geht der Archegonbauch allmählich in das Gewebe des ausgehöhlten Stämmchens über. Fig. 122 zeigt ein jüngeres Stadium dieses Entwicklungsganges bei *Ptilidium pulcherrimum*. Bei einigen wenigen Formen sitzen aber die unbefruchteten Archegonien weit hinauf auf der Kalyptra zerstreut und beweisen so, daß diese zum größten Teil aus dem Gewebe des Sproßscheitels gebildet ist. *Gymnomitrium* ist dafür ein lange bekanntes Beispiel. Auch für *Prasanthus* konnte ich dasselbe feststellen. Wenn man bei *Gymnomitrium concinnatum* die Kalyptra ablöst und ausbreitet, so findet man die ganze Oberfläche dicht mit den unbefruchtet gebliebenen Archegonien besetzt. Diese Ausbildung der Kalyptra kommt dadurch zustande, daß nach dem in Fig. 98B2 dargestellten Stadium der Archegonbauch sich nicht weiter dehnt, sondern der mit unbefruchteten Archegonien besetzte, nun vom Sporophyten ausgehöhlte Gewebekegel stark auswächst und sich dehnt. Wenn zwei Archegonien befruchtet wurden und die Embryonen dicht nebeneinander in das hochgewachsene Gewebe des Sproßscheitels eindringen, so können Zwillingsskalyptren zustande kommen, wie eine solche in Fig. 123 von *Prasanthus suecicus* dargestellt ist. Bei der weiteren Entwicklung verkümmert der eine Embryo, und nur der größere gelangt zur vollen Entwicklung.

Eine bemerkenswerte Mittelstellung nimmt *Chiloscyphus* ein (nach Untersuchungen an *Chiloscyphus pallescens* und *Ch. aselliformis*). Die Archegonien stehen an kurzen lateralen Ästen (vgl. S. 44). Nach der Befruchtung verdicken und vergrößern sich diese, die Archegonien werden durch stärkeres Wachstum des Sproßscheitels innerhalb des Perianths kegelförmig hochgehoben (Fig. 124), und der Embryo dringt in dieses Gewebe ein, ebenso wie dies oben für *Ptilidium* und andere beschrieben wurde. Bis hierher ist die Entwicklung bei *Ptilidium*, bei *Gymnomitrium* und bei *Chiloscyphus* im wesentlichen gleich. Während jetzt aber bei *Ptilidium* (und der Mehrzahl der Formen) dieser ausgehöhlte, über der Ansatzstelle des Perianths sich befindende, mit den unbefruchteten Archegonien besetzte Gewebekomplex des Sproßscheitels nicht weiter wächst, sondern nur der Bauchteil des befruchteten Archegoniums, bei *Gymnomitrium* dagegen der Bauchteil des Archegoniums sich nicht weiter ausdehnt, sondern nur das ausgehöhlte, hochgewachsene Stämmchengewebe, dehnt sich bei *Chiloscyphus* der Bauchteil des Archegoniums, um die Sporenkapsel aufzunehmen, während sich auch das ausgehöhlte Stämmchengewebe streckt, entsprechend dem Wachstum des sich zwischen Kapsel und Fuß einschiebenden Sporogonstieles

(Fig. 125). In Fig. 126 ist dieser Unterschied in der Kalyptrenbildung der drei Gattungen schematisch dargestellt. Man kann dementsprechend unbefruchtete Archegonien an der Kalyptra finden, soweit sie den Stiel des Sporogons umhüllt und, nach dem Gesagten, als „Sproßkalyptra“ aufzufassen ist (Fig. 125). Der Unterschied gegenüber *Gymnomitrium* ist also der, daß bei dieser schon sehr frühzeitig Stengelgewebe sich an der Bildung der Kalyptra beteiligt, ohne daß der Bauch des befruchteten Archegoniums sich bedeutend

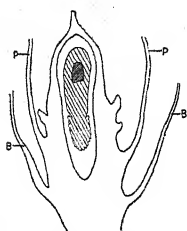


Fig. 124.

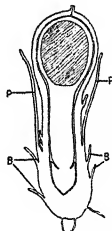


Fig. 125.

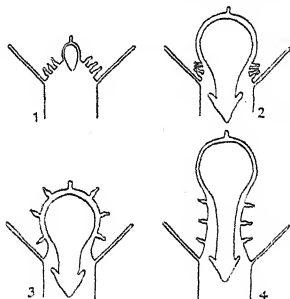


Fig. 126.

Fig. 124. *Chiloscyphus aselliformis*. Längsschnitt durch die Spitze eines Sprosses mit jungem Embryo. Nach der Befruchtung ist die Sproßspitze innerhalb des Perianths hochgewachsen und hat die Archegonien hochgehoben. Der Embryo ist in dieses Gewebe eingedrungen. P = Perianth, B = Blätter. Der Embryo (schraffiert) ist bei der Fixierung etwas geschrumpft. (Mikrotomschnitt.)

Fig. 125. *Chiloscyphus pallescens*. Längsschnitt durch einen weiblichen Geschlechts-sproß mit fast reifem Sporogon. Die Kalyptra besteht aus dem angeschwellenen Archegonbauch, der die Kapsel umgibt, und der aus dem Gewebe des Sproßscheitels gebildeten Röhre, die den Sporogonstiel umhüllt. An dieser „Sproßkalyptra“ sitzen unbefruchtete Archegonien. Die Kalyptra ist länger als das Perianth P. B = Blätter.

Fig. 126. Schematische Darstellung der Unterschiede bei der Bildung der Kalyptra von *Ptilidium*, *Gymnomitrium* und *Chiloscyphus*.

- 1: Ausgangsstadium aller drei Formen.
- 2: *Ptilidium*: Es dehnt sich nur der Bauchteil des befruchteten Archegoniums, die unbefruchteten Archegonien bleiben an der Basis der Kalyptra sitzen.
- 3: *Gymnomitrium*: Der Bauchteil des befruchteten Archegoniums dehnt sich nicht weiter aus, sondern nur das ausgehöhlte hochgewachsene Sproßgewebe, an dem die unbefruchteten Archegonien sitzen; diese erscheinen deshalb auf der ganzen Kalyptra zerstreut (Sproßkalyptra).
- 4: *Chiloscyphus*: Zunächst dehnt sich der Bauchteil des befruchteten Archegoniums, entsprechend dem Wachstum der Sporenkapsel; außerdem streckt sich das Gewebe des Sproßscheitels, an dem die unbefruchteten Archegonien sitzen, entsprechend der Streckung des Sporogonstieles. Unbefruchtete Archegonien finden wir deshalb so hoch an der Kalyptra, als der Sporogonstiel über die eigentliche Sproßspitze (Insertion des Perianths) hochgewachsen ist.

ausdehnt, weshalb die unbefruchteten Archegonien über die ganze Haube verteilt sind, während bei *Chiloscyphus* die Kalyptra zunächst fast ganz vom Archegonbauch gebildet wird und, ähnlich wie bei *Ptilidium*, das Stengelgewebe nur einen niedrigen Ringwall an der

Ansatzstelle der Kalyptra bildet, so daß die unbefruchteten Archegonien ringförmig die Basis der Kalyptra umgeben. Erst verhältnismäßig spät wächst dieser basale Ringwall in die Höhe und hebt den Archegonbauch mit, gleichzeitig wie die Sporenkapsel von dem heranwachsenden Stiel hochgehoben wird. Darin eben unterscheidet sich *Chiloscyphus* auch von den anderen von mir untersuchten Gattungen, soweit auch bei diesen schon solange der Sporophyt in der Kalyptra steckt, ein bedeutenderer Sporogonstiel gebildet ist, daß der Stiel nicht immer tiefer in das ursprünglich massive Stämmchen eindringt, den Fuß gleichsam dadurch veranlassend, sich immer tiefer in das Gewebe einzubohren, immer mehr Gewebe aufzulösen, sondern daß der Fuß nicht mehr tiefer dringt und der Sporogonstiel nach oben, aus dem Stämmchen heraus, wächst. Es kommt dazu freilich auch noch die Tatsache, daß bei *Chiloscyphus* der Sporogonstiel schon zur Zeit, da das Sporogon noch von der Kalyptra umhüllt ist, verhältnismäßig stark entwickelt ist. Hieraus ergibt sich die allen Hepatikologen bekannte Erscheinung, daß die Kalyptra weit aus dem Perianth herausragt (Fig. 125). Dies gilt aber nur für *Chiloscyphus pallescens* und die anderen europäischen Arten der Gattung, wo der untere Teil der Kalyptra ziemlich lang wird, entsprechend der bedeutenden Länge, die der Sporogonstiel schon erreicht, solange der Sporophyt noch in der Kalyptra steckt, während bei *Chiloscyphus aselliformis* der entsprechende, mit Archegonien besetzte Teil der Kalyptra verhältnismäßig kurz bleibt und dementsprechend die Kalyptra stets niedriger bleibt als das Perianth.

Interessant ist der Vergleich mit der oben besprochenen, *Chiloscyphus* nahestehenden Gattung *Harpanthus*, bei der fast nur die unter der Ansatzstelle der Kalyptra gelegene Partie des ursprünglich massiven, später ausgehöhlten Stämmchens wächst. Die unbefruchteten Archegonien sind nur ganz wenig an der Basis der Kalyptra emporgehoben. Die Schemata (Fig. 127) zeigen die andere Verteilung des Wachstums, die den Unterschied in der Gestaltung des weiblichen Astes bei beiden Gattungen bedingt. Die ernährungsphysiologischen Konsequenzen, die in dem verschieden starken Eindringen des Fußes

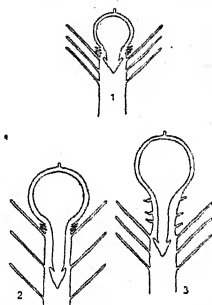


Fig. 127. Schemata zur Veranschaulichung des Unterschiedes im Wachstum des sporogontragenden Stämmchens von *Chiloscyphus* und von *Harpanthus*. 1: Stämmchen mit jungem Sporogon bei beiden Gattungen, 2: Stämmchen mit fast reifem Sporogon bei *Harpanthus*, 3: bei *Chiloscyphus*.

in das Gewebe des Sprosses begründet sind, wurden schon S. 86 angedeutet (vgl. auch S. 158).

Die Kalyptra der Jungermaniaceen kann sehr zart und wenig-schichtig oder fleischig und vielschichtig sein. Zart sind z. B. die Kalyptren der *Jubuleen*, während ich besonders dickwandige Kalyptren z. B. bei *Madotheca platyphylla*, *Anthelia Juratzkana* und *Ptilidium pulcherrimum* gefunden habe. In diesen Fällen finden im Archegonbauch offenbar nach der Befruchtung noch perikline Teilungen statt. Vielleicht bestehen Beziehungen zu den Lebensverhältnissen, da eine fleischige Kalyptra den Embryo besser gegen Austrocknung wird schützen können. Die drei genannten Arten müssen ja auch tatsächlich gelegentliche Trockenperioden überstehen können. Bei *Anthelia* sind die Wände der Zellen der Kalyptra übrigens auch verdickt. Häufig sind die Stengelkalyptren dickwandiger als die aus dem Archegonbauch gebildeten. Jedoch ist keineswegs stets eine solche Beziehung vorhanden. Die Kalyptren der Formen, die ich als Beispiele für dickwandige Kalyptren angeführt habe, sind aus dem Archegonbauch gebildet. Die Sproßkalyptra von *Gymnomitrium concinnatum* ist ziemlich zart, während die von *Trichocolea tomentosa* (S. 105) ziemlich fleischig ist.

Ich habe hier eine Trennung durchgeführt zwischen der Erscheinung, die in ihrer ausgeprägtesten Ausbildung zur Coelocaulie führt (*Schistochila*) und der, die die Bildung einer Sproßkalyptra in dem S. 99 definierten Sinne bedingt (*Gymnomitrium*). Tatsächlich sind aber beide Erscheinungen nicht scharf voneinander zu trennen. Auch bei der Coelocaulie liegt ja, wie wir gesehen haben, nicht nur ein Einbohren des Sporophyten in das massive Stämmchen vor, sondern das Stämmchen wächst auch hier rings um den eingedrungenen Sporophyten weiter in die Länge. Die Unterscheidung der Erscheinungen der Coelocaulie und der Bildung einer Stengelkalyptra war dadurch möglich, daß die befruchtungsfähigen Archegonien ungefähr in der Höhe der Insertion des Perianths oder, wo dieses fehlt, der jüngsten Hüllblätter zu sitzen pflegen. Die Hülle über der ursprünglichen Lage der Archegonien (die später noch durch die Insertion des Perianths oder der Hüllblätter angedeutet ist), nannten wir Sproßkalyptra, die Hülle unterhalb dieser Stelle faßten wir als ausgehöhltes Stämmchen auf und betrachteten die Erscheinung als Coelocaulie. Weil aber einerseits auch hier nicht nur ein Einbohren vorliegt, sondern auch ein gleichzeitiges Weiterwachsen des Stämmchens, andererseits dort die Stämmchenspitze mit den unbe-

fruchteten Archegonien nicht nur um den Embryo herum auswächst, sondern der junge Embryo sich ebenfalls in die kegelförmige Stämmchenspitze über der Perianthininsertion einbohrt, kann die Unterscheidung nur eine künstliche sein. Sie erschien aber dadurch begründet, daß bei der Bildung der Stengelkalyptra das Eindringen des Embryo in einen massiven Gewebekomplex nur gering ist gegenüber dem Auswachsen dieses Gewebes um den Embryo herum, während bei der Coelocaulie der Embryo beträchtlich eindringt und das Auswachsen des Stämmchens rings um den Embryo demgegenüber in den Hintergrund tritt. Bei den angezogenen Beispielen konnten wir deshalb auch beide Typen gut unterscheiden: Bei *Gymnomitrium* z. B. hob sich die über die ursprüngliche Ansatzstelle der unbefruchteten Archegonien ausgewachsene Stengelkalyptra deutlich ab von dem eigentlichen Stämmchen, in das der Embryo einge-
drungen war.

Übergänge zwischen beiden Typen finden wir z. B. bei *Trichoclea*, deren Sporogonhüllen lange falsch gedeutet wurden, jetzt aber im wesentlichen richtig erkannt sind. Ein Perianth fehlt in dieser Gattung. Bei *T. tomentosa* stehen die Archegonien dicht gedrängt an der Spitze eines Stämmchens, unmittelbar umgeben von Hüllblättern, die sich vor den gewöhnlichen Blättern durch Ausbildung einer breiteren Blattfläche auszeichnen, die am Rande zahlreiche lange und schmale Lacinien trägt (Fig. 128 u. 129). Die archegontragende Spitze wird von einem Innovationssproß zur Seite gedrängt. Paraphyllien sind hier so gut wie nicht vorhanden, nur einige einzellreihige, nicht oder kaum verzweigte Haare in der Nachbarschaft der Archegonien sind zu beobachten. Nach der Befruchtung verdickt und streckt sich dieser Sproß, und der Embryo dringt mit Fuß und Stiel in das Gewebe ein (Fig. 130). Der Kapselteil dagegen wird umhüllt von dem Archegonbauch und der stark in die Länge gewachsenen Partie innerhalb der Hüllblätter, an der die Archegonien sitzen. Es wird hier also eine typische Sproßkalyptra gebildet. Das ganze Gewebe innerhalb der Hüllblätter wächst weiter stark heran, gleichzeitig mit der Ausdehnung der Sporogonkapsel, die bei dieser Art rund ist. Fig. 132 zeigt eine voll entwickelte Kalyptra nach GOTTSCHE, an deren unterem Teil und bis zur Mitte unbefruchtete Archegonien sitzen. Außerdem sind daran wenige einzellreihige Haare zu finden. Es geht hier natürlich, wie wir es auch für *Gymnomitrium* gesehen haben, der Bauchteil des befruchteten Archegoniums ohne scharfe Grenze in den aus dem Gewebe der Sproßspitze gebildeten Teil der Kalyptra über. — Es sei noch er-

wähnt, daß nach der Befruchtung die Hüllblätter noch bedeutend heranwachsen und vor allem den flächigen Teil stark vergrößern. Auf der Blattfläche entstehen außen verzweigte und unverzweigte Haare (Fig. 131). Solche Haare treten auch an älteren Sprossen auf. Jüngere Sprosse tragen nur die stark geteilten Blätter, die nur eine kleine Blattfläche besitzen. Später entstehen zwischen den

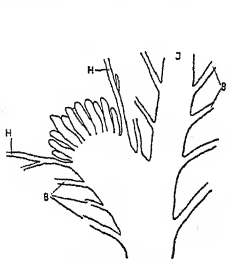


Fig. 128.



Fig. 129.

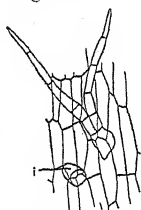


Fig. 131.



Fig. 132.

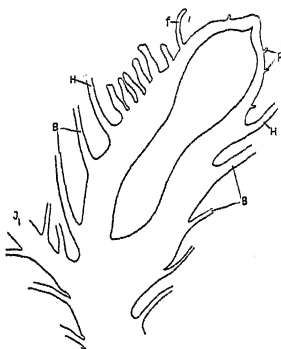


Fig. 130.

Fig. 128. *Trichocolea tomentosa*. Sproßspitze mit befruchtungsfähigen Archegonien, von einem Innovationsproß J zur Seite gedrängt. Die Archegonien stehen dicht zusammen am Scheitel des Sprosses, unmittelbar unter ihnen sind die Hüllblätter inseriert. Paraphyllien sind so gut wie keine vorhanden. H = Hüllblätter, B = Blätter.

Fig. 129. *Trichocolea tomentosa*. Hüllblatt an Sproß mit befruchtungsfähigen Archegonien. Der Rand trägt zahlreiche Lacinien.

Fig. 130. *Trichocolea tomentosa*. Sproßspitze mit jungem Embryo, Längsschnitt. Es wird eine Stengelkalyptra gebildet, die allmählich und ohne scharfe Grenze in den Bauchteil des befruchteten Archegoniums übergeht. Auf der Kalyptra einige Papillen p und eine Paraphyse f, außerdem die unbefruchteten Archegonien. H = Hüllblätter, B = Blätter, J = Innovationsproß.

Fig. 131. *Trichocolea tomentosa*. Stück der Fläche eines Hüllblattes an einem Sproß mit jungem Embryo. Aus der Blattfläche entspringen verzweigte haarartige Lacinien. i = Anlage eines solchen Haares.

Fig. 132. *Trichocolea tomentosa*, aufgerissene Kalyptra. Einzelne Haare und unbefruchtete Archegonien sitzen an der Kalyptra (Stengelkalyptra) (nach GORTSCHE in GORTSCHE et RABENHORST, Hepaticae europaeae, Nr. 272).

Blättern auf der Sproßoberfläche ähnliche fädige Gebilde, wie auf der Blattfläche der Hüllblätter.

Eine Abänderung dieses Typs der Hüllbildung um das Sporogon finden wir bei *Trichocolea tomentella*, der einzigen europäischen Art dieser Gattung, die aber leider nur selten Embryonen bildet,

wie überhaupt die Seltenheit der Sporophyten bei *Trichocolea* diese Untersuchungen sehr erschwert. *T. tomentella* ist ausgezeichnet durch außerordentlich reiche Paraphyllienbildung¹⁾. Auch an den rein vegetativen Sprossen entstehen zahlreiche Paraphyllien zwischen den Blättern. Besonders zahlreich werden sie aber an der Spitze der archegontragenden Sprosse. Dagegen sind die Hüllblätter nicht besonders ausgebildet. Sie gleichen sehr den Paraphyllien: eine kleine Blattfläche läuft in zahlreiche fädige Lacinien aus. Bei dem geringen mir zur Verfügung stehenden Material war es nicht möglich, unterhalb der Archegonien einwandfrei zwischen Paraphyllien und wirklichen Blättern zu unterscheiden. Jedoch hatte ich den Eindruck, daß in Fig. 133 die jüngsten Hüllblätter ungefähr bei H standen, daß aber weiter gegen die Archegonien zu nur noch Paraphyllien das Stämmchen bedeckten. Es würde dies bedeuten, daß die ganze Partie innerhalb der Hüllblätter — der torus pistillorum der älteren Autoren — stark ausgewachsen wäre und einen Gewebzapfen gebildet hätte, an dem zahlreiche Paraphyllien entstanden sind. So ist auch das starke seitliche Abrücken der Archegonien verständlich (Fig. 133). Auch zwischen den Archegonien sind fädige verzweigte Paraphyllien gebildet. Mit GOEBEL betrachten wir die Paraphyllienbildung als Ausdruck eines gesteigerten Wachstums und können deshalb wohl begreiflich finden, daß sie bei *Trichocolea tomentella* verbunden ist mit einem starken Auswachsen der archegontragenden Sproßspitze.

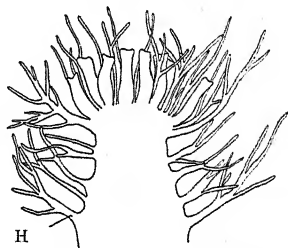


Fig. 133. *Trichocolea tomentella*. Sproßspitze mit befruchtungsfähigen Archegonien. Längsschnitt. Die ganze Sproßspitze ist besetzt mit zahlreichen verzweigten Paraphyllien, auch zwischen den Archegonien. Die Archegonien sind etwas auseinander gerückt. H = wahrscheinlich das jüngste Hüllblatt.

¹⁾ Erst durch GOEBEL (10, S. 113—124) wurde eigentlich auf die häufige Paraphyllienbildung bei Lebermoosen hingewiesen und, neben einigen Deutungen über die Funktion dieser Paraphyllien, auch die kausale Seite der Paraphyllienbildung berührt. Meine Untersuchungen ergaben noch einige weitere Beiträge über das Vorkommen von Paraphyllien, die sich bei Besprechung der Perianthbildung der betreffenden Gattungen finden. Besonders möchte ich hier noch hinweisen auf die Paraphyllien, die aus der Fläche des Perianths von *Mastigophora diclados* entstehen (Fig. 204), und auf die ebenso zu betrachtenden Auswüchse auf der Hüllblattfläche von *Trichocolea tomentosa*. Auch an einem jungen Perianth von *Marsupella condensata* fand ich ein Paraphyllium (Fig. 194). Papillen fand ich auch in der Achsel von Blättern an sterilen Sprossen von *Marsupella emarginata* (an jungen Teilen des Sprosses in der Nähe des Vegetationspunktes).

Nach der Befruchtung wächst nun zwar die ganze Sproßspitze bedeutend heran, nicht aber die Stelle, der die Archegonien aufsitzen. Vielmehr dringt der Embryo in den beschriebenen Gewebzapfen ein, an dessen Spitze die Archegonien stehen bleiben. Auch das befruchtete Archegonium wächst nicht bedeutend heran. Wir haben hier also einen typischen Fall von Coelocaulie, ähnlich wie bei *Schistochila*. Der Unterschied besteht vor allem darin, daß bei *Schistochila* die ganze Hülle um den Embryo Blätter trägt, bei *Trichocolea*

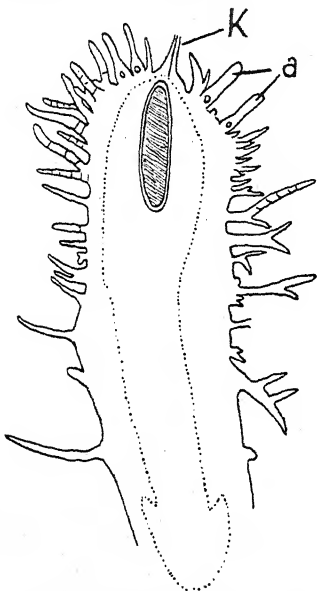


Fig. 134. *Trichocolea pluma*. Längsschnitt durch einen sporogontragenden Sproß. Der Embryo ist schraffiert. (Punktiert die Gestalt eines älteren Embryo angedeutet.) K = das befruchtete Archegonium, a = unbefruchtete Archegonien. Außer Blättern befinden sich auf der Außenseite des Stämmchens zahlreiche Paraphyllien (nach GOEBEL, Org).

aber vorwiegend Paraphyllien, während die Hüllblätter erst weiter unten ansetzen. Fig. 134 (nach GOEBEL) zeigt eine Hülle mit Embryo von *Trichocolea pluma*, einer Art, die sich in der Hüllenbildung offenbar genau so verhält wie *T. tomentella*. Mein Material von *T. tomentella* enthielt außer Pflanzen mit befruchtungsfähigen Archegonien nur solche mit bereits ganz entwickeltem Sporogon und gestrecktem Sporogonstiel. Die Hülle war bedeckt mit Paraphyllien und trug nur am Scheitel die unbefruchteten Archegonien.

In Fällen wie *Trichocolea tomentella* können wir also die Stengelkalyptra von der Coelocaulie nicht daran unterscheiden, ob die Hülle über oder unter den jüngsten Hüllblättern liegt, weil schon die befruchtungsfähigen Archegonien nicht in Höhe der Insertion dieser Hüllblätter stehen, sondern durch das Auswachsen eines Gewebzapfens hochgehoben sind. Als Coelocaulie ist die Hüllbildung bei *Trichocolea tomentella* aber dadurch zu erkennen, daß die unbefruchtet gebliebenen Archegonien alle am Scheitel der Hülle stehen, während sie bei Bildung einer Stengelkalyptra über diese verteilt sind.

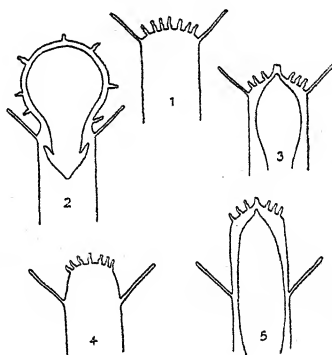
Da schon unterhalb der befruchtungsfähigen Archegonien ein Innovationssproß zu entstehen pflegt, so kann man leicht das Wachstum der Sproßspitze nach der Befruchtung und das Eindringen des Embryo in diese vergleichen. Ich fand, daß vor der Befruchtung der Inno-

vationssproß 1,5—1,8 mm unter dem Sproßscheitel entsprang; bei der Sporogonreife war das Sproßstück oberhalb des Innovations sprosses 8—9 mm lang, und der Embryo war ca. 7 mm tief eingedrungen.

Die Schemata (Fig. 135) sollen noch einmal meine Auffassung über die Bildung einer Stengelkalyptra und die Coelocaulie durch Vergleich von *Trichocolea tomentosa*, *Schistochila* und *Trichocolea tomentella* darlegen. Fig. 135, 1 zeigt einen flachen Sproßscheitel, an dem die befruchtungsfähigen Archegonien stehen, unmittelbar umgeben von den Hüllblättern. So ist es bei *Trichocolea tomentosa* und bei *Schistochila*. Bei *Trichocolea tomentosa* wächst nun nach der Befruchtung der von den Archegonien besetzte Sproßscheitel stark heran und dehnt sich mit dem heranwachsenden Embryo aus, indem der Bauchteil des befruchteten Archegoniums allmählich und ohne

Fig. 135. Schematische Darstellung der Coelocaulie und der Bildung einer Stengelkalyptra durch Vergleich von *Trichocolea tomentosa*, *Schistochila* und *Trichocolea tomentella*.

- 1: Sproßgipfel mit befruchtungsfähigen Archegonien bei *Trichocolea tomentosa* und *Schistochila*.
- 2: Sproßkalyptra bei *Trichocolea tomentosa*.
- 3: Coelocaulie bei *Schistochila*.
- 4: Sproßgipfel mit befruchtungsfähigen Archegonien bei *Trichocolea tomentella*; die Sproßspitze ist über den jüngsten Hüllblättern zu einem mit Paraphyllien besetzten Gewebezapfen ausgewachsen (die Paraphyllien sind nicht angegeben).
- 5: Coelocaulie bei *Trichocolea tomentella*.



Grenze in dieses Gewebe übergeht. Die unbefruchteten Archegonien rücken dadurch auseinander und werden auf der Oberfläche der so gebildeten Stengelkalyptra verteilt (2). Bei *Schistochila* dagegen wächst der Sproßscheitel selbst mit den Archegonien nur unwesentlich. Der Embryo dringt in das heranwachsende Stämmchen ein an dessen Scheitel die unbefruchteten Archegonien stehen bleiben (3). *Trichocolea tomentella* bildet vor der Befruchtung einen über die Insertion der Hüllblätter hoch gewachsenen Gewebezapfen, auf dem oben die befruchtungsfähigen Archegonien stehen (4). Der Embryo dringt in diesen heranwachsenden Gewebezapfen und das Stämmchen unter den Hüllblättern ein, die unbefruchteten Archegonien bleiben am Scheitel des Gewebezapfens stehen (5).

Bei Formen, die eine Kalyptra bilden (Sproßkalyptra oder befruchteten Archegonibauch), ist meistens die Sporenkapsel mehr oder

weniger kugelförmig, während die Coelocaulen eine ellipsoidische oder zylindrische Sporenkapsel bilden. Die Beziehung zum Eindringen in das Stämmchen, das sich nicht so stark ausbauchen kann, ist klar.

LINDBERG hat 1875 von *Trichocolea* eine Gattung *Leiomitra* abgetrennt. Er hat damit die beiden hier am Beispiel von *Trichocolea tomentella* und *T. tomentosa* geschilderten Typen auseinandergehalten. Nach STEPHANI finden sich zwischen beiden Typen zahlreiche Übergänge. Es wären jedoch die verschiedenen Arten in dieser Hinsicht nachzuprüfen, da STEPHANI den wesentlichen Unterschied nicht erfaßt zu haben scheint. Er meint nämlich (55, IV, S. 51): „Da die Kalyptra bei beiden Gattungen, sobald die Befruchtung eingetreten ist, mit der Entwicklung des Sporogons die sterilen Pistille emporhebt, so daß sie auf der ganzen Oberfläche zerstreut stehen, so ist der Vorgang bei beiden derselbe“. Wir haben aber gesehen, daß bei *Trichocolea tomentella* die sterilen Archegonien tatsächlich nicht auf der ganzen Oberfläche zerstreut sind, sondern am Sproßscheitel stehenbleiben, was eben in der verschiedenen Verteilung des Wachstums begründet ist.

Ähnliche Typen der Hüllbildung scheinen auch bei *Lepidolaena* (*Polyotus*) und *Lepicolea* vorzuliegen (vgl. GOEBEL, 10, S. 117—123), die ich aber aus Mangel an Material nicht untersuchen konnte. Obwohl GOEBEL 1906 die Fruchtbildung bei der mit *Trichocolea* verwandten *Lepidolaena* untersuchte, gibt auch STEPHANI noch 1909 in seinen Species Hepaticarum doch ein völlig falsches Bild, indem er eine Verschmelzung des Perianths mit der Kalyptra annimmt. Nach GOEBEL'S Untersuchungen ist die Hülle bei *Lepidolaena clavigera* wie die von *Trichocolea tomentella* gebildet, indem über die Insertion der Hüllblätter ein mit Paraphyllien bedeckter Gewebezapfen hochgewachsen ist, in den der Embryo eindringt und an dessen Scheitel die unbefruchteten Archegonien sitzen bleiben. Bei *Lepidolaena magellanica* dagegen stehen die befruchtungsfähigen Archegonien in der Höhe der Insertion der Hüllblätter, und der Embryo dringt, ähnlich wie bei *Schistochila*, in das Stämmchen ein.

Die Erscheinung der Coelocaulie wurde lange verkannt, hauptsächlich deshalb, weil die Vorstellung herrschte, mit dem Embryo dringe auch die Kalyptra in ein vom Embryo ausgehöhltes Stämmchen ein und verwachse nun mit dem Stämmchen. Wenigstens nahm man das in den Fällen an, wo auch ein Teil der Sporenkapsel in das Stämmchen eindrang. Diese Vorstellung hat, worauf noch hinzuweisen sein wird, nicht nur das Verständnis der Coelocaulie, sondern auch das der Bildung der Marsupien vom *Isotachis*- und vom *Calypogeia*-Typ verzögert. Auch GORTSCHE ist, wie aus verschiedenen Stellen seiner Arbeiten hervorgeht, diesem Irrtum unterlegen. Dagegen erkannte er die Bildung einer Sproßkalyptra im Seite 99 definierten Sinne richtig. Er rechnet hierher auch *Trichocolea tomentella* und beschreibt die Bildung der Hülle folgendermaßen (14, S. 335—336):

„Dieser Teil, ‚die ausgewachsene Hülle‘ ist aber so gut, wie bei *Aneura*, *Symphogyna*, *Pellia* und *Haplomitrium* die große Haube; mithin fehlt hier der Kelch.

Die diesen Teil unten umkleidenden Blättchen würden ‚Hüllblätter‘ sein, und die an demselben befindlichen Blättchen und Fiedern finden eine Analogie in den Tuberkeln und abgelösten Zellen bei *Aneura palmata* und *pinguis* . . . Auf dem polygynen Blütenboden hebt sich der befruchtete Stempel schnell hervor und dehnt sich rasch, während alles, was in seinem Umkreis steht, zu seiner Vergrößerung beitragen muß. Dies Phänomen, früher schon bei *Pellia* erwähnt, sehen wir bei vielen Jungermannien; z. B. bei *Gymnomitrium carneum* und *lutescens*, bei *Chiloscyphus coalitus* Hook., bei *Calypogeia Trichomanes*¹⁾; überall finden wir hier die früher auf einem Torus zusammenstehenden Pistille in verschiedenen Entfernungen über die Kalyptra verteilt. Oder sollte man diesem Teil in den angeführten Genera den Namen ‚Kalyptra‘ versagen, weil er die nebenliegenden, ursprünglich ihm fremden Gebilde in den Kreis seines Wachstums hineinzieht? Und wenn man hier ohne Widerrede von einer Haube spricht, so ist sicher bei *Symphyogyna*, wie bei *Trichocolea*, dieser Teil ebenfalls als ‚Haube‘ zu bezeichnen.“

Der schwedisch-finländische Botaniker S. O. LINDBERG versuchte 1872 (31, S. 47 bis 49) die foliosen Jungermaniaceen in zwei große Gruppen einzuteilen, in Gynomitriaceae und Thalamomitriaceae. Bei den ersteren sollte die Kalyptra nur aus dem befruchteten Archegonium, bei den letzteren hauptsächlich aus dem Stämmchen gebildet werden. Diese Einteilung erwies sich zwar als unnatürlich und undurchführbar, zeigte aber, daß er die Entstehung der Hüllen bei den „Thalamomitriaceae“ im wesentlichen richtig erkannte. Er nennt als solche *Lepidolaena*, *Schistochila*, *Lepicolea* und *Trichocolea* und beschreibt die Entstehung der Hülle von *Trichocolea tomentella* im wesentlichen richtig. Er rechnet zu seinen „Thalamomitriaceae“ also auch die Coelocaulen. Das Eindringen des Embryo in ein Stämmchen, das sich der Embryo selbst aushöhlt, ohne Miteindringen der Kalyptra, scheint auch er nicht richtig erkannt zu haben.

In der Literatur blieben die falschen Darstellungen bestehen. Ja, SCHIFFNER läßt sogar bei *Schistochila* (Gottschea) die Kalyptra mit dem Perianth verwachsen: „Ein echtes Perianth ist ohne Zweifel vorhanden, da aber die Kalyptra, die an ihrer freien Spitze die unbefruchteten Archegonien trägt, fast ihrer ganzen Länge nach mit demselben verwachsen ist, so ist die so entstandene Hülle des jungen Sporogons an der Basis sehr fleischig und wurde früher für die ausgehöhlte Stengelspitze gehalten“ (!) (42, S. 111). Erst durch GOEBEL's Untersuchungen und seine richtige Darstellung der Hüllbildung bei den Coelocaulen durch Eindringen des Embryo in das Stämmchen verschwinden allmählich die falschen Darstellungen in den Floren. Leider hat MÜLLER sich die Ergebnisse der Untersuchungen GOEBEL's nicht zu eigen gemacht. Denn in seiner später erschienenen Flora schreibt er noch bei den *Scapanioideen*, zu denen die von GOEBEL eingehend untersuchte *Schistochila* (Gottschea) gehört: „Bei einzelnen exotischen Arten bohrt sich der Embryo in die Stengelspitze ein und die Kalyptra verwächst dann mit dem Stengelgewebe“. Es ist dies genau die oben kritisierte Anschauung, daß beim Eindringen des Embryo die Kalyptra mit in das Stämmchen eindringe und dann mit diesem verwachse. Denselben Fehler macht MÜLLER auch bei seiner „Kombinationsfigur“ eines Längsschnittes durch die Spitze eines sporogontragenden Stämmchens von *Alicularia geoscypha* (36, I, S. 518, Fig. 268 e u. S. 850, Fig. 362, II). Er zeichnet dort bis an den Grund der Ausbuchtung der ventralen Ausbuchtung (vgl. meine Fig. 140) die Kalyptra mit unbe-

¹⁾ Für diese Gattung ist die Angabe nicht richtig. Sie beruht auf der falschen Vorstellung der Verwachsung der Kalyptra mit dem Fruchtsack (vgl. S. 148).

fruchteten Archegonien daran, die dort mit dem ausgehöhlten Gewebe verwachsen sein soll. Bei *Anthelia* meint er, diese Gattung besitze „eine zur Hälfte mit dem Perianth verwachsene Kalyptra“, also im Prinzip dieselbe Ansicht, wie die oben zitierte SCHIFFNER's von *Schistochila*. In Wirklichkeit ist nur der Embryo so tief in das Stämmchen eingedrungen, daß auch die Sporenkapsel ein Stück weit im Stämmchen steckt (vgl. S. 90, Fig. 103).

Eine morphologisch und entwicklungsgeschichtlich unhaltbare Auffassung gibt MÜLLER in der Gattungsdiagnose von *Harpanthus* (36, I, S. 831): „Da der Sporophyt nach der Befruchtung tief in die Stammspitze des weiblichen Ästchens hineinwächst, ist die untere Hälfte des Perianths fleischig und mehrere Zellschichten dick. Aus dem gleichen Grunde ist auch die Kalyptra bis zur Hälfte mit der Innenwand des Perianths verwachsen“. Ein Perianth ist eben ein den Blättern homologes Gebilde und kein ausgehöhltes Stämmchen, und eine Kalyptra wächst von der Sproßspitze aus nach oben und wird wohl nie mit dem Stämmchen verwachsen!

Natürlich könnte man die Kalyptra auch anders definieren als Seite 99 geschehen ist, und z. B. jedes Gewebe, das die Sporenkapsel umschließt, als Kalyptra bezeichnen. Aber abgesehen davon, daß eine solche Definition unzweckmäßig wäre, wären die Beschreibungen der coelocaulen Formen in den systematischen Werken trotzdem unrichtig. Man könnte dann von *Harpanthus* nur sagen, der untere Teil der Kalyptra werde vom Stämmchen gebildet. Auch mit dem Hinterpförtchen der „kongenitalen Verwachsung“ kann man sich hier nicht helfen; denn es findet ja kein gemeinsames Auswachsen, sondern ein Einbohren des Embryo in ein massives Gewebe statt. Daß dieses, wie Seite 93 hervorgehoben wurde, sich auch noch streckt, nachdem es bereits vom Embryo ausgehöhlt ist, ändert hieran nichts. Gerade die Erscheinung der Coelocaulie zeigt aber klar, daß man sich tatsächlich eine wirkliche Verwachsung zwischen verschiedenen Gewebeteilen vorgestellt hat, die aber, es sei nochmals betont, nirgends stattfindet. Bezüglich der Kritik älterer Auffassungen der Coelocaulie vgl. auch GOEBEL (10).

MÜLLER gibt anschließend an seine Besprechung der Gattung *Trichocolea* eine Darstellung der Ansichten über den morphologischen Wert der Fruchthülle von *Trichocolea*. Er schreibt (36, II, S. 344): „Über den morphologischen Wert der Fruchthülle ist unter den Autoren bisher eine Einigung nicht erzielt worden. SCHIFFNER hielt sie für die Kalyptra selbst, GOEBEL für Stengelgewebe, in welches sich der heranwachsende Embryo nach der Befruchtung einbohrt und LOTSY gibt an, die Stengelspitze nehme an der Bildung der Kalyptra teil. Von diesen Anschauungen ist die von LOTSY am unverständlichsten. Zwischen den beiden anderen Auffassungen konnte ich mir aus Mangel an geeignetem Material mit jungen Fruchtanlagen bisher kein sicheres eigenes Urteil bilden. Soweit

älteres Material einen Schluß zuläßt, ist die Ansicht von GOEBEL zutreffend. Dafür spricht das Auftreten von Ästen aus der Hülle und die Verschiebung der Archegone vom Scheitel bis etwa ein Fünftel der Hüllenslänge abwärts, weil der obere Teil des weiblichen Astes, während der Embryo sich immer tiefer in ihn einbohrt, gleichzeitig auch röhrenförmig in die Länge wächst.“

Diese Darstellung zeigt die ganze Unklarheit, die in der Frage der Fruchthüllen bis heute herrscht. Tatsächlich brauchen sich die drei von MÜLLER zitierten Angaben gar nicht zu widersprechen. Es ist schon früher darauf hingewiesen worden (S. 112), daß man natürlich auch die ganze, auf sehr verschiedene Weise gebildete Hülle um das Sporogon Kalyptra nennen kann, daß sich diese Begriffsbildung allerdings nicht empfiehlt. Es wurde schon Seite 111 auf die LINDBERG'schen Gruppen der *Gynomitriaceae* und *Thalamomitriaceae* hingewiesen. Es kommt also auf die Definition an, die man dem Begriff der Kalyptra gibt. Wenn SCHIFFNER die Fruchthülle von *Trichocolea* als „thalamogene Calyptra“ bezeichnet, wie er es in seiner Bearbeitung der Hepaticae in PASCHER's Fußwasserflora tut (50, S. 211), so ist dagegen gar nichts einzuwenden. Es bedeutet dies dasselbe, wie wenn LOTSY sagt, die Stengelspitze nehme an der Bildung der Kalyptra teil (genau so drückt sich übrigens SCHIFFNER in ENGLER-PRANTL aus), oder wenn GOEBEL die Fruchthülle für das Stengelgewebe hält, in das sich der Embryo einbohrt. Mir ist deshalb nicht klar, was MÜLLER an der Darlegung von LOTSY (die übrigens offenbar nach den Untersuchungen anderer abgefaßt ist) nicht verständlich ist. Nach dem, was Seite 104 über das Eindringen des Embryo in eine kegelförmig hochgehobene Stämmchenmasse, an der die Archegonien sitzen, sowie tief in das Stämmchen hinein bei gleichzeitigem Weiterwachsen des Stämmchens gesagt wurde, ist das Prinzip der Bildung der Fruchthüllen ganz klar. Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen hätten aber noch darauf zu achten, ob die Fruchthülle zum größten Teil oberhalb der Hüllblätter gebildet wird, oder ob der Embryo tiefer in das Stämmchen unterhalb der jüngsten Blätter eindringt, mit anderen Worten, es müßte versucht werden, die Hüllblätter und deren eventuelle Spaltstücke von den Paraphyllien einwandfrei zu unterscheiden.

Typus 3.

Die größte Mannigfaltigkeit in der Ausbildung finden wir bei den Seite 88 unter 3. angeführten Wachstumserscheinungen, bei den Formen also, wo das Gewebe des Stämmchens so auswächst, daß es

die ganze Archegonanlage umschließt. Hierher gehören der GOEBEL'sche *Isotachis*-Typ und der *Calypogeia*-Typ. Der erstere tritt an aufrecht wachsenden Sproßgipfeln auf, der letztere ist eine modifizierte Ausbildung an plagiotropen. Es besteht hier eine ähnliche Beziehung zur Wachstumsweise des Sprosses, wie wir sie bei den beiden Ausbildungsmöglichkeiten des ersten Typs kennengelernt haben.

Es wird der europäischen Hepatikologie nicht gerade zur Ehre gereichen, daß erst GOEBEL im Jahre 1906 an der exotischen Gattung *Isotachis* die morphologische Bedeutung einer Erscheinung erkannte, die an einer Reihe der gewöhnlichsten Lebermoose unserer Flora ebenso trefflich ausgebildet ist, aber stets verkannt wurde¹⁾. Bei *Marsupella*, *Alicularia* und *Eucalyx*, um die wichtigsten zu nennen, ist der „*Isotachis*-Typ“ deutlich ausgeprägt. Eingehende entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen haben die von GOEBEL für *Marsupella* ausgesprochene Vermutung (Org. II, S. 865), daß es sich hier um denselben Vorgang wie bei *Isotachis* handle, vollauf bestätigt.

In den systematischen Werken wird überall dieses ringförmig ausgewachsene Stück des Stämmchens als Verwachsungsprodukt von Perianth und Hüllblättern bezeichnet („Perianth in seinem unteren Teil mit den Hüllblättern verwachsen“; vgl. z. B. SCHIFFNER's Bearbeitung der Hepaticae in ENGLER-PRANTL (42), K. MÜLLER in RABENHORST's Kryptogamenflora (36), MACVICAR, The student's handbook of British Hepaticae (35), ARNELL, Levermossor in Skandnaviens Flora (1), SCHIFFNER, Hepaticae in PASCHER's Süßwasserflora (50) und viele andere). Auch in den neueren, nach GOEBEL's Untersuchungen an *Isotachis* (10, 1906) erschienenen systematischen Werken wurde die alte Auffassung einer Verwachsung beibehalten, weil man die weite Verbreitung der bei *Isotachis* gefundenen Erscheinung nicht erkannt hat.

Es soll nicht versäumt werden darauf hinzuweisen, daß GOTTSCHKE, der wohl der erste war, der, gegenüber der zu seiner Zeit herrschenden rein floristisch-systematischen Richtung in der Hepatikologie mit vertieftem morphologischem Interesse die Hüllorgane um Archegonien und Sporogonien behandelte, in vielen Fällen die morphologische Bedeutung der Hüllorgane schon erkannte. Freilich wußte auch er sich in seinen morphologischen Anschauungen nicht ganz von der rein floristisch-systematischen Lebermoosforschung, deren bedeutendster Vertreter damals NEES VON ESENBECK war, freizumachen; es war dies um so mehr zu entschuldigen, als er, der die Botanik nur als Liebhaberei neben seinem Ärzteberuf betrieb, natürlich stark unter dem geistigen Einfluß des Professors und Akademiepräsidenten NEES VON ESENBECK stand. Aus GOTTSCHKE's Arbeiten erkennt man vielfach, daß er zwar daran war, die morphologische Bedeutung eines Organs richtig zu erkennen, daß er

¹⁾ LOTSY hat übrigens die GOEBEL'sche Darstellung der Marsupienbildung bei *Isotachis* offenbar gründlich mißverstanden, da er auf Grund der GOEBEL'schen Untersuchungen zu folgendem Ergebnis kommt (34, II, S. 196): „Nach der Befruchtung verdickt sich [bei *Trichocolea*, d. Verf.] öfters die Stengelspitze und nimmt teil an der Bildung der Calyptra; es ist dies wohl der einzige Punkt, in dem dieses Genus mit der gänzlich isolierten Gattung *Isotachis* übereinstimmt.“ (!)

es aber nicht wagte, seine Ansichten richtig durchzuarbeiten und daraus die notwendigen Folgerungen zu ziehen. Wir erkennen das z. B. aus den wenigen Stellen, wo er zu den Erscheinungen Stellung nimmt, die wir nach GOEBEL den *Isotachis*-Typ der Marsupienbildung genannt haben. So beschreibt er in seiner Arbeit über *Haplomitrium Hookeri* (14, S. 347) das junge Perianth von *Marsupella* und fährt dann fort: „Dabei sind die Folia perichaetalia auch noch sehr klein, Torus pistillorum, Ursprung des Kelches und Basis der oberen Stengelblätter, wie der Folia perichaetalia, sitzt fast auf demselben Niveau. Während aber der Kelch in seinem rudimentären Zustand verharrt, oder sich nur, im Verhältnis zu anderen Jungermanieen, äußerst wenig fortbildet, nehmen die Folia perichaetalia rasch zu, und wir haben es bei der ausgewachsenen Pflanze eigentlich mit einer Hemmungsbildung . . . zu tun. Es ist folglich eine Verwachsung des Kelches mit den Hüllblättern bis zum Schlunde, wonach der wirkliche Kelch als die freien Kelchzipfel angenommen wird, gar nicht vorhanden. . . . Ganz ähnlich ist es bei *Alicularia scalaris*; . . . der Kelch zeigt ebenfalls keine Verwachsung; er verharrt nur auf der Stufe der Kindheit.“

GOTTSCHÉ'S Ansicht in diesem Punkt stimmt also im wesentlichen mit den Tatsachen überein; doch ist er noch nicht zu der Auffassung gekommen, daß wir es hier mit einem ringförmig ausgewachsenen Stämmchen zu tun haben, sondern meint, das Perianth sitze auf den herangewachsenen Hüllblättern. An anderen Stellen beschreibt er die „Verwachsung“ aber auch anders, und wir sehen deutlich, daß ihm die Entstehung noch durchaus unklar war. So behauptet er z. B. von *Alicularia compressa* (17, Nr. 448), der Kelch sei nur im oberen Teile frei¹⁾.

Diese Erkenntnisse blieben aber vereinzelt und unbeachtet. Selbst GOTTSCHÉ erkannte nicht die Beziehung der Erscheinung zu den später von ihm behandelten Fruchtsäcken. In die hepaticologische Literatur haben die Darlegungen GOTTSCHÉ'S über diesen Punkt überhaupt keinen Eingang gefunden, und GOEBEL blieb es vorbehalten, bei *Isotachis* die Natur der Hüllen als Marsupien zu erkennen.

An anderen Stellen seiner Arbeit über *Haplomitrium* (z. B. S. 325) nimmt GOTTSCHÉ eine andere Entstehung an, offenbar beeinflusst von HOOKER. HOOKER (20) meint nämlich, bei den Formen, die, nach unserer heutigen Auffassung, ein Marsupium vom *Isotachis*-Typ bilden (*Alicularia compressa*, *A. scalaris*, *Marsupella*

¹⁾ Für *Fossombronina pusilla*, eine anakrogyne Form, beschreibt er zwar ein gemeinsames Hochheben der Hülle (des „Perianths“) und der Hüllblättchen (14, S. 336—337): „Dadurch, daß sich die ganze Basis vorschiebt, . . . werden die Hüllblätter, welche zuerst deutlich bis zum Grunde vom Kelch getrennt waren, nun mit dem Kelchgrund und der umliegenden Partie hervorgehoben, und finden sich dann auf dem Kelch. Hüllblätter und Blütendecke bleiben dabei in dem Zustande, in welchem sie sich anfänglich befanden; sie sind nur insofern verwachsen, als zwei getrennte Teile nunmehr durch eine gemeinsame Basis verbunden sind.“ Doch handelt es sich hier offenbar nicht um Hüllblättchen, sondern um Wucherungen der Sproßfläche (vgl. LEITGEB, 26, III, S. 114).

Neuerdings streiten sich CHALAUD und DOVIN darum, ob *Fossombronina* ein „Perigynium“ besitzt oder nicht (3, 3a u. 4). Da wir es hier nur mit akrogyne Jungermaniaceen zu tun haben, gehe ich nicht näher darauf ein. Doch geht aus den Figuren deutlich hervor, daß es sich um entsprechende Wachstumsvorgänge handelt, wie wir sie oben (S. 91, Fig. 112) für *Harpanthus Flotowianus* geschildert haben.

emarginata führt er an), sei das Stämmchen ausgehöhlt, um die Pistille aufzunehmen. Im Anschluß an die Beschreibung der *Jungermannia* (= *Alicularia*) *compressa* führt er aus: In the present species, as well as in *J. scalaris* and *J. emarginata*, and possibly in all the *Jungermannia* which have an immersed calyx, this part has the appearance of being nothing more than the extremity of the stem incrassated, and hollowed out for the reception of the pistilla; for the texture of the calyces always resembles that of the stem; and they are never deciduous, as is the case with the exserted calyces."

Es ist dies also gerade die umgekehrte Auffassung des wirklichen Verhaltens. Sie führte dann bei den Coelocaulen und verschiedenen Fruchtsackbildenden zu der Vorstellung der Verwachsung der Kalyptra mit dem Gewebe des Sprosses, des Perianths oder des Fruchtsackes, wie weiter oben (S. 110) ausgeführt wurde. Man sah, daß der Embryo in das Stämmchen eindringt und glaubte, dabei dringe auch die Kalyptra ein.

Diese Auffassung findet sich (neben der einer wirklichen Verwachsung) auch noch in späteren Werken, so z. B. bei LIMPRICHT (30) und EKSTRAND (6). „Wenn ich im Anschluß an die Autoren die inneren Hüllblätter als miteinander verwachsen bezeichne, so ist dies nur insoweit richtig, als die Basis des Sporogoniums später mehr oder weniger tief in den Blütenboden hineinwächst, wodurch meist auch das nächste, bei dichtbeblätterten Stämmchen oft noch das zweite Blattpaar über die Basis des Kapselstieles zu stehen kommt“ (LIMPRICHT, 30, S. 247, *Sarcoscyphus* [= *Marsupella*]). Für *Alicularia* und *Eucalyx* nimmt er dasselbe an (S. 250—251). Auch GOTTSCHKE teilt in dem Text zu seinem Exsikkatenwerk (GOTTSCHKE et RABENHORST, 17) diese Auffassung (z. B. Nr. 649, *Sarcoscyphus sphacelatus* [= *Marsupella Sullivantii*]).

Also selbst GOTTSCHKE ist später von seiner nur einmal angedeuteten richtigen Auffassung wieder abgekommen!

EKSTRAND hat gesehen, daß auch schon vor der Bildung eines Embryo die Hülle angelegt ist und nimmt deshalb, neben der Aushöhlung, wieder eine Verwachsung an — trotz seiner 150 Längsschnitte — (6, S. 24—29, dort auch Literatur).

Tatsache ist aber, daß auch bei vielen europäischen Gattungen das Gewebe des Stämmchens wie bei *Isotachis* in der Richtung der Sproßachse ringförmig nach oben wächst, die Archegonien umschließt und das Perianth, wo ein solches vorhanden ist, sowie die Hüllblätter mit hochträgt. Mit diesem Wachstumsvorgang verbunden und oft zu ihm in Beziehung stehend sind häufig andere Erscheinungen, die wir im folgenden bei einer Reihe von mir untersuchter Formen kennenlernen wollen.

„Der Ausdruck Verwachsung wird teils im wörtlichen, teils im vergleichenden Sinne gebraucht, d. h. man versteht darunter sowohl die Tatsache, daß ursprünglich getrennte Organe sich mit ihren freien Teilen vereinigen, als die, daß man vielfach Organe, die bei gewissen Pflanzen frei, selbständig sind, bei anderen miteinander vereinigt findet, ohne daß diese Vereinigung durch eine im Verlaufe

der Einzelentwicklung eintretende Verwachsung erfolgen würde“ (GOEBEL, Org. I, S. 463). Im folgenden soll zunächst die rein entwicklungsgeschichtliche Seite der Frage verfolgt werden, die zeigen wird, daß keine Verwachsung im wörtlichen Sinne vorliegt. Weiterhin soll untersucht werden, ob im vergleichenden Sinne der Ausdruck „Verwachsung“ für diese Bildungen angebracht erscheint.

Eucalyx.

Untersucht wurden *Eucalyx obovatus* und *E. hyalinus*.

Die Archegonanlagen entstehen am Ende des Hauptsprosses, an dem, wie gewöhnlich, das junge Perianth und die Hüllblätter inseriert sind. Die Sproßspitze besteht noch aus embryonalem Gewebe. Besonders in den peripheren Teilen der Sproßspitze treten zahlreiche Zellteilungen ein, die ein ringförmiges Hochgewachsen des Stämmchens um die Archegonanlagen bewirken. Gleichzeitig wachsen Perianth und Hüllblätter heran, besonders auch an ihrer Basis, und die Wachstumszone des Stämmchens geht in die der Blätter und des Perianths über.

Zur Zeit der Archegonreife ist das Perianth, wie früher (S. 36) ausgeführt wurde, schon bedeutend entwickelt. Auch das Stämmchen ist schon ein bedeutendes Stück rings um die Archegonien hochgewachsen und trägt oben auf der ringförmig erhöhten Zone Perianth und Hüllblätter (Fig. 136). Dieser ganze Ringwall besteht noch aus embryonalem Gewebe und wächst bei der Entwicklung des Embryo weiter aus. Auch Perianth und Hüllblätter wachsen noch interkalar an ihrer Basis, die übrigens ein kurzes Stück weit zweischichtig ist, eine Erscheinung, die, wie Seite 19 ausgeführt wurde, an Hüllblättern und Perianthien nicht selten ist. Von einer wirklichen Verwachsung zwischen Hüllblättern und Perianth kann keine Rede sein.

Eine scharfe Grenze zwischen Stämmchen und Perianth läßt sich in den Fällen, wo das Stämmchen ebenfalls ringförmig ausgewachsen ist, naturgemäß nicht angeben (vgl. auch S. 19). Wir sehen nur aus der Entwicklungsgeschichte, daß das Stämmchen

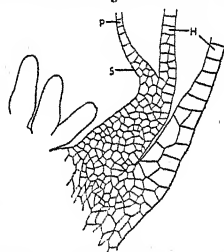


Fig. 136. *Eucalyx obovatus*. Stück eines jungen Marsupiums im Längsschnitt. Das Stämmchen ist ringförmig um die Archegonien hochgewachsen und besteht in dieser Zone noch aus embryonalem Gewebe. Auf diesem ringförmig hochgewachsenen Stämmchengewebe sitzen das Perianth P und die Hüllblätter H. Perianth und Hüllblätter sind an der Basis zweischichtig. Das Perianth geht allmählich in die ringförmige Zone des Stämmchens über: bei S die ungefähre Grenze.

mindestens bis zur Insertion des obersten Hüllblattes reicht. Allerdings müssen wir annehmen und können es nicht selten auch aus dem Zellnetz erkennen, daß oberhalb des jüngsten Hüllblattes das Stämmchen erst allmählich in das Perianth übergeht. In Fig. 136 würde das Perianth z. B. wahrscheinlich erst ungefähr bei S beginnen. Es kommen hier also dieselben Übergänge in Betracht, wie diese früher (S. 19) geschildert wurden.

Auf eine weitere Tatsache ist bei *Eucalyx* aufmerksam zu machen, eine Tatsache, die auch für das Verständnis später zu besprechender Formen von Bedeutung ist. Die Insertion der Hüllblätter an dem „Marsupium“ ist, wie bei den Laubblättern vieler Arten, auf der Dorsalseite herablaufend. Es sind hierfür offenbar dieselben Wachstumsverschiedenheiten im Stengel verantwortlich zu machen, die auch die herablaufende Insertion vieler Laubblätter bedingen. Durch Vergleich jüngerer Stadien erkennt man, daß erst allmählich dieses Herablaufen ursprünglich quer inserierter Blätter zustandekommt.

Auch an dem Marsupium finden sich auf der ventralen Seite Rhizoiden und liefern so einen weiteren Beweis für die Sproßnatur des Marsupiums, da bei *Eucalyx* an Blättern nie Rhizoiden entstehen.

Bei *Eucalyx hyalinus* ist das Marsupium sehr dünn und oft nur zwei- bis dreizellschichtig. *Eucalyx obovatus* besitzt ein massigeres Marsupium.

Alicularia.

Von der Gattung *Alicularia* habe ich die Entwicklung der Hüllen bei *Alicularia compressa* und *A. geoscypha* verfolgt. Auf die ventrale Ausbeulung bei niederliegenden Formen habe ich weiter oben (S. 97) schon hingewiesen. Außerdem bilden aber alle *Alicularia*-Arten, ähnlich wie die nahestehende Gattung *Eucalyx*, ein Marsupium nach dem *Isotachis*-Typ.

Das Perianth ist bei *Alicularia* viel weniger entwickelt als bei *Eucalyx*. Dies drückt sich im fertigen Zustand darin aus, daß es ganz in den Hüllblättern versteckt bleibt, während die Perianthien von *Eucalyx* mindestens so hoch oder höher werden als die Hüllblätter. Das *Alicularia*-Perianth entwickelt sich auch später als das von *Eucalyx*, worauf LEITGEB schon hingewiesen hat (26, II, S. 48). In einem Stadium, wo das älteste Archegonium schon reif ist, ist das Perianth noch ein sich kaum über das Stengelgewebe erhebender Wulst, dessen einzelne Teile unregelmäßig und verschieden hoch sind. An einzelnen Stellen ist eine Erhebung des Perianthwulstes über das Stämmchen überhaupt kaum wahrzunehmen (Fig. 137). Es

ist also eine auffallende Rückbildung gegenüber *Eucalyx* eingetreten. Dagegen sind bei *Eucalyx* und *Haplozia* die Unterblätter weit mehr rückgebildet als bei *Alicularia*, eine Erscheinung, auf die wir weiter unten näher einzugehen haben werden. Bei *Eucalyx* und *Haplozia* fehlen Unterblätter sowie Hüllunterblätter überhaupt (dürften aber

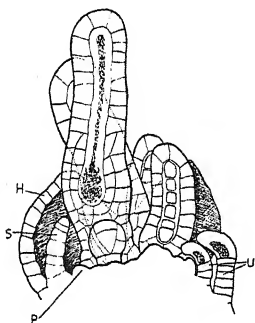


Fig. 137.

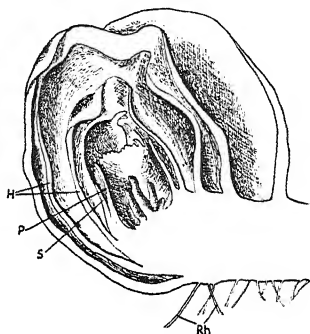


Fig. 138.

Fig. 137. *Alicularia geoscypha*. Spitze eines jungen archegonientragenden Stämmchens, längs. Das älteste Archegonium ist fast reif, die jüngsten werden erst angelegt. H = Hüllblatt (zum größten Teil von den Archegonien verdeckt, das entsprechende, vor den Archegonien stehende, ist entfernt), S = schuppenförmiges Blattgebilde, P = das noch ganz niedrige, einen unregelmäßigen Wulst bildende Perianth. Die Unterblätter U sind einzellreihig und tragen eine Papille.

Fig. 138. *Alicularia geoscypha*. Spitze eines archegoniträgenden Stämmchens, längs halbiert. An der Unterseite ist das Stämmchen bereits etwas über die Archegonien vorgewachsen und beginnt dort mit der Bildung des Marsupiums. P = Perianth (halbiert), S = schuppenförmiges Blattgebilde, H = Hüllblätter, Rh = Rhizoiden.

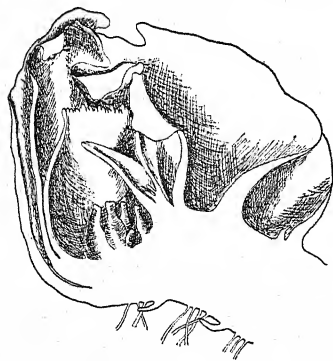


Fig. 139.

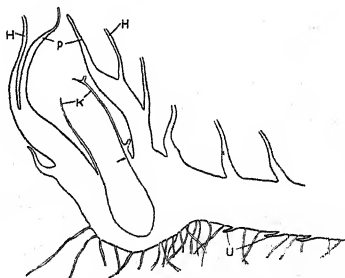


Fig. 140.

Fig. 139. *Alicularia geoscypha*. Spitze eines Stämmchens mit ganz jungem Embryo, halbiert. Das Marsupium ist an der Ventralseite schon weiter entwickelt als in Fig. 138. Ein schuppenförmiges Blattgebilde innerhalb des Perianths. Innerhalb des Perianths auch einige Paraphysen.

Fig. 140. *Alicularia geoscypha*. Längsschnitt durch ein Stämmchen mit reifem Sporogon (Sporogon entfernt). Das Marsupium ist wohl entwickelt. K = Kalyptra (aufgerissen), P = Perianth, H = Hüllblätter, U = Unterblätter.

wohl an der Sproßspitze noch als Papillen nachzuweisen sein), während *Alicularia* deutliche lanzettliche Unterblätter besitzt und diese in der Hüllblattregion bedeutend vergrößert. In Fig. 137 sind zwei noch kleine wenigzellige Unterblätter mit einer Schleimpapille an der Spitze gezeichnet.

Nicht selten trifft man bei *Alicularia* außerhalb oder innerhalb des Perianths schuppenförmige Blattbildungen. Bei der Besprechung der Perianthbildung (S. 7) habe ich schon bei einer Reihe anderer Gattungen auf das Vorkommen solcher Bildungen hingewiesen und die Vermutung ausgesprochen, daß sie wohl als Auswüchse weiterer Segmente innerhalb des Perianths aufzufassen sind. Bei Formen mit rückgebildetem Perianth nehmen solche Bildungen an Häufigkeit zu, und wir werden noch Beispiele kennenlernen, wo sie ganz zweifellos als Reste eines reduzierten Perianths zu erkennen sind. Bei *Alicularia* ist zwar ein ringgeschlossenes Perianth vorhanden, und die in Frage stehenden Bildungen müssen also aus anderen Segmenten hervorgegangen sein, ähnlich wie bei dem abnormen Auftreten solcher Bildungen bei *Lophocolea* oder *Lophozia* (S. 7). Die außerhalb des Perianths vorkommenden blattartigen Gebilde wären also reduzierte Blätter als Auswüchse von älteren, sterilen Segmenten, die, wohl im Zusammenhang mit der Archegon- und Perianthbildung der nächsten Segmente, nicht voll entwickelt worden sind. Die entsprechenden Bildungen innerhalb des Perianths möchte ich als Auswüchse fertiler Segmente betrachten, die jünger sind als die ebenfalls fertilen perianthbildenden Segmente. Mit den Untersuchungen LEITGEB's stimmt diese Auffassung überein, da LEITGEB zwischen den ältesten archegonproduzierenden Segmenten und der Scheitelzelle noch jüngere Segmente gesehen hat, wie wir dies übrigens für *Chiloscyphus* ebenfalls festgestellt haben. Im einzelnen bedürfen diese Verhältnisse, die wohl wegen ihrer Unregelmäßigkeit äußerst schwer endgültig entwicklungsgeschichtlich zu klären sein dürften, noch der Untersuchung ¹⁾.

Die Entstehung des Marsupiums ist wie bei *Eucalyx*. Die Fig. 138 bis 143 zeigen Längsschnitte durch verschiedene Stadien der Mar-

¹⁾ Natürlich ist es auch möglich, daß es sich nicht um gehemmte Blattbildungen, sondern um Paraphyllien handelt, die in unregelmäßiger Stellung, ohne Beziehung zur Segmentbildung, an der Spitze des Stämmchens entstanden wären. So sind zweifellos die fädigen und papillenartigen Gebilde aufzufassen, die in Fig. 139 innerhalb des Perianths und zwischen Schuppe und Perianth dargestellt sind, entsprechend den ähnlichen Bildungen, die weiter oben für verschiedene Formen angeführt wurden.

supientwicklung bei *Alicularia compressa* und *A. geoscypha*. Bei der erstgenannten Art erfolgt das Auswachsen des Stämmchens, wie bei *Eucalyx*, rings gleichmäßig, während an den niederliegend wachsenden Sprossen von *Alicularia geoscypha* die Ventralseite stärker in die Länge wächst und so zunächst die Unterseite des Marsupiums gefördert erscheint. Dadurch richtet sich der ganze Archegonstand mehr auf, und erst später wachsen dann alle Partien des Marsupiums rings um die Archegonien gleichmäßig aus. Nach der Befruchtung entsteht bei *Alicularia geoscypha* die früher besprochene ventrale Ausbeulung. Wir haben in dieser Form (*Alicularia Breidlerii* ver-

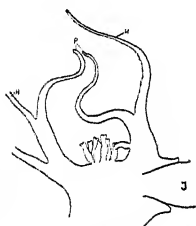


Fig. 141.

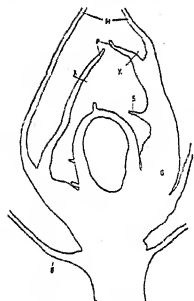


Fig. 142.

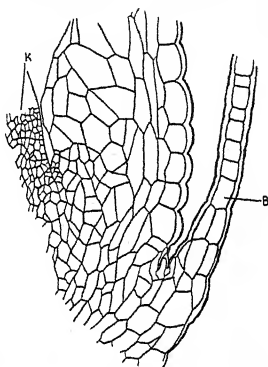


Fig. 143.

Fig. 141. *Alicularia compressa*. Längsschnitt durch die Spitze eines Stämmchens mit jungem Marsupium. Die Archegonien sind nicht mehr befruchtungsfähig. Ein Archegonium ist am Marsupium hinaufgerückt. P = Perianth, H = Hüllblätter, J = Basis eines jungen Innovationssprosses.

Fig. 142. *Alicularia compressa*. Längsschnitt durch ein Stämmchen mit Marsupium. P = Perianth, H = Hüllblätter, S = Paraphyllium innerhalb des Perianths, am Marsupium hochgehoben. Die Höhlung der Kalyptra ist nur angeschnitten, an der Basis der Kalyptra sitzen unbefruchtete Archegonien. Das Stück G des Marsupiums ist in Fig. 143 in stärkerer Vergrößerung dargestellt, die Basis des Blattes B in Fig. 12. Bei x ist ungefähr der Übergang des Perianths in das Marsupium anzunehmen.

Fig. 143. *Alicularia compressa*. Stück eines Marsupiums im Längsschnitt (G in Fig. 142). K = Basis der Kalyptra, B = Blatt.

hält sich ebenso) also eine Kombination des *Thylimanthus*- und des *Isotachis*-Typs. Bis zu einem gewissen Grad beteiligt sich das Stämmchengewebe auch an der Bildung der Kalyptra. Fig. 142 zeigt die unbefruchteten Archegonien ein bedeutendes Stück an der Kalyptra hochgehoben. Es sind also in der Gattung *Alicularia* alle drei Typen des Wachstums am sporogontragenden Stämmchen realisiert.

Zu Fig. 142 ist noch einiges zu bemerken: Es fällt auf, daß das Perianth rechts viel höher ansitzt als links. Wie ist das zu erklären? In Wirklichkeit ist dies nur scheinbar der Fall. Der

Längsschnitt ist senkrecht zur Sproßmedianen geführt, also so, daß links und rechts die Blätter der beiden Sproßseiten getroffen sind. In Wirklichkeit sitzen also die Hüllblätter rechts höher am Marsupium an als links, weil rechts das jüngste Hüllblatt gebildet wurde. Durch das Wachstum des Marsupiums wurde die Insertion der Hüllblätter am Marsupium noch weiter auseinandergerückt. Links wurde

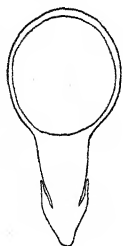


Fig. 144. *Alicularia geoscypha*.
Sporogon im
Längsschnitt.

nur ein Blatt mit dem Marsupium hochgehoben, während das nächstältere am eigentlichen Sproß inseriert blieb. Rechts wurden zwei Blätter vom hochwachsenden Stämmchengewebe ergriffen. Das Perianth geht, wie dies für *Eucalyx* ebenfalls angegeben wurde, allmählich in das Marsupium über und mag in Fig. 142 vielleicht erst bei x beginnen, während die Partie unterhalb x als Marsupium aufzufassen wäre.

Auf demselben Schnitt (Fig. 142) war eine Blattschuppe, wie sie oben geschildert wurde und in Fig. 137 in jüngeren Stadien dargestellt ist, innerhalb des Perianths vom Marsupium mit hochgenommen und erscheint jetzt als Blattbildung an der Innenseite des Marsupiums. Die Form dieser Schuppen kann sehr verschieden sein.

Das in Fig. 141 dargestellte Präparat liefert einen weiteren unbedingten Beweis für die Entstehung des Marsupiums durch Hochwachsen des Stämmchens. Hier hat das Wachstum bis auf das Gewebe, auf dem die Archegonien sitzen, übergegriffen, wodurch ein einzelnes Archegonium vom Marsupium mit hochgenommen wurde. Dasselbe Hochrücken eines Archegoniums habe ich auch bei *Alicularia geoscypha* beobachtet.

In Fig. 143 ist das Stück G des Marsupiums aus Fig. 142 stärker vergrößert dargestellt. Es besteht innen aus einem schwammigen, grobzelligen Gewebe mit wenig Inhaltsstoffen. Die äußerste Zellschicht hat nach außen stark verdickte Zellwände gebildet. Vielleicht ist hierin ein Schutz gegen Austrocknung zu erkennen. Embryonales Gewebe ist noch unterhalb dieser Zone und an der Basis der Kalyptra erhalten. Das Marsupium wächst also von unten nach. — Das Marsupium von *Alicularia geoscypha* ist ähnlich ausgebildet.

Southbya.

Diese Gattung, von der ich *Southbya stillicidorum* eingehender untersuchte, dürfte *Alicularia* nahestehen. Uns interessiert hier vor allem als Ergebnis meiner Untersuchungen die Tatsache, daß das

Perianth noch weiter rückgebildet ist, so weit, daß es meistens gar nicht mehr zur Bildung eines wirklichen Perianths, d. h. einer ringsgeschlossenen Hülle kommt. Die Floren geben zwar für *Southbya* ein Perianth an, das „mit den Hüllblättern im unteren Teil verwachsen“ sein soll (vgl. MÜLLER, 36, I, S. 493). Diese Angabe beruht aber wieder auf der Verkenntung der Marsupienbildung, d. h. desselben Vorganges des ringförmigen Hochwachsens des Stämmchens, das wir bei *Eucalyx* und *Alicularia* verfolgt haben.

Zunächst ist es notwendig, die Verhältnisse am jungen Archegonstand kennen zu lernen. Hier ist bei Vergleich größeren Materials festzustellen, daß nur selten eine geschlossene ringförmige Erhebung,

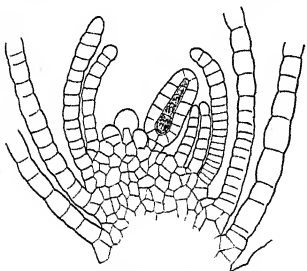


Fig. 145.

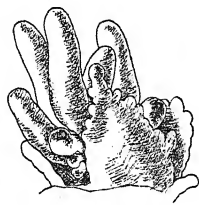


Fig. 146.



Fig. 147.

Fig. 145. *Southbya stillicidiorum*. Längsschnitt durch die Spitze eines archegontragenden Stämmchens, Archegonien noch nicht befruchtungsfähig (teilweise nur angeschnitten). Die Archegonien sind umgeben von dem reduzierten Perianth und Hüllblättern. (Der Schnitt ist senkrecht zur Mediane des Sprosses geführt und nur zufällig etwas einseitig.)

Fig. 146. *Southbya stillicidiorum*. Sproßspitze mit jungen Archegonien, frei präpariert, Seitenansicht. Ein vollständiges Perianth ist nicht entwickelt. Innerhalb der eigentlichen Hüllblätter in normaler Stellung (wegpräpariert) umgeben kleine, unregelmäßig gestellte Blättchen die Archegonien.

Fig. 147. *Southbya stillicidiorum*. Sproßspitze mit jungen Archegonien, längs halbiert; die Archegonien (mit Ausnahme von 3 ganz jungen Archegonanlagen) sind entfernt, damit die Blattbildung zu erkennen ist. Auf die Archegonien folgt ein reduziertes Blatt; ein Perianth fehlt.

d. h. ein wirkliches Perianth entsteht, daß vielmehr meist nur einzelne Partien dieses Ringes auswachsen und wir dann um die Archegonien nur unregelmäßig angeordnete blattartige Auswüchse sehen. Sie lassen in ihrer Stellung keine besondere Anordnung erkennen und unterscheiden sich dadurch von den nach außen folgenden Hüllblättern, bei denen wir seitliche Blätter und ein ventrales kleines Unterblatt finden. In manchen Fällen sind aber die innersten blattartigen Gebilde vollkommener entwickelt und weisen dann oft nur noch einen Einschnitt zwischen den Segmentgrenzen auf; sie werden so den Hüllblättern in Stellung und Ausbildung ähnlich. Schließlich finden wir gelegentlich auch vollkommene Perianthanlagen, d. h.

einen ringgeschlossenen Kreis von Blattgebilden um die Arche-
gonien. Die Fig. 145—150 stellen eine Reihe der von mir gefundenen
Fälle dar. Die Befunde zeigen deutlich, daß wir es mit einer Rück-
bildung des Perianths zu tun haben. Die auf die innersten blatt-

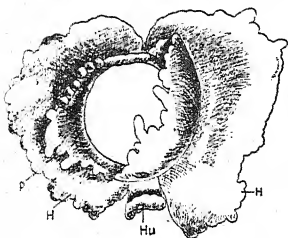


Fig. 148.

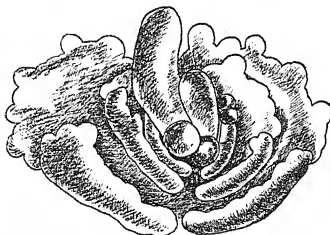


Fig. 149.

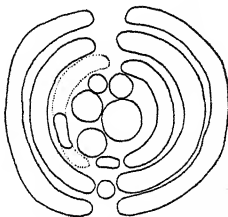


Fig. 150.

Fig. 148. *Southbya stillicidorum*. Sproßspitze von oben gesehen, die jungen Arche-
gonien sind entfernt. H = Hüllblätter, Hu = Hüllunterblatt (auf einer Seite mit
einem Hüllblatt verbunden), P = das reduzierte, nur an einzelnen Stellen aus-
wachsende Perianth.

Fig. 149. *Southbya stillicidorum*. Sproßspitze mit jungen Archegonien, von oben
und dorsal gesehen. Die Archegonien werden umgeben von Hüllblättern. Die
innersten der zu beobachtenden Blättchen haben die Stellung von Hüllblättern, das
rechts ist aber sehr niedrig geblieben und nur in Breite von zwei Zellen höher
gewachsen.

Fig. 150. *Southbya stillicidorum*. Querschnitt zu Fig. 149, etwas schematisiert.

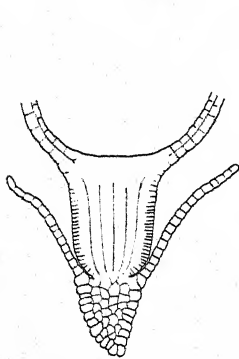


Fig. 151.



Fig. 152.

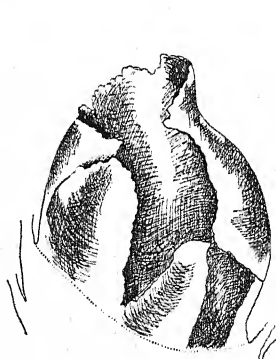


Fig. 153.

Fig. 151. *Southbya stillicidorum*. Fuß und Stiel
eines Sporogons. Der einzelschichtige Haustorial-
kragen ist mächtig entwickelt.

Fig. 152. *Southbya stillicidorum*. Längsschnitt
durch die Spitze eines Sprosses mit reifem Sporogon.
An der Ventralseite des Marsupiums ent-
springt ein Innovationssproß J.

Fig. 153. *Southbya stillicidorum*. Reduziertes
Perianth, fertig entwickelt, von oben und dorsal
gesehen.

Fig. 154. *Southbya stillicidorum*. Die innersten Hüllorgane um ein reifes Sporogon,
ausgebreitet. Die Blättchen sind einzeln.



Fig. 154.

artigen Gebilde folgenden eigentlichen Hüllblätter sind an ihrer Basis ein Stück weit „kongenital verwachsen“, und zwar sowohl dorsal als auch ventral mit dem schmalen Hüllunterblatt. Von einer wirklichen Perianthbildung unterscheidet sich dieser Vorgang dadurch, daß die einzelnen Blätter fast ganz selbständig ausgebildet sind.

Auch in den Amphigastrien ist gegenüber *Alicularia* eine weitere Reduktion eingetreten. An sterilen Sprossen sind Unterblätter nicht mehr nachzuweisen (höchstens noch als Papillen an der Sproßspitze). Nur unterhalb der Archegonstände finden sich schmale, mit den Hüllblättern seitlich zusammenhängende Unterblätter.

Nach der Befruchtung bildet sich ein Marsupium vom *Isotachis*-Typ, das allerdings weniger entwickelt ist als bei *Alicularia*. Wie dort wächst das Gewebe des Stämmchens rings aus und hebt Hüllblätter und die Blattgebilde des reduzierten Perianths hoch. In Fig. 152, die einen Längsschnitt durch ein Marsupium darstellt, ist ein Innovationssproß getroffen, der aus der ventralen Seite des Marsupiums entspringt und so ebenfalls einen Beweis für die Sproßnatur des Marsupiums liefert. Dem Marsupium sitzt innerhalb der Hüllblätter das reduzierte Perianth auf. Fig. 153 zeigt ein solches reduziertes Perianth, das an der Dorsalseite offen geblieben ist, in körperlicher Darstellung. Ein anderes, ebenfalls rückgebildetes Perianth ist in Fig. 154 ausgebreitet dargestellt.

Auffallend ist der hohe und nur einschichtige Haustorialkragen am Sporogonfuß (Fig. 151), der mit dem Stämmchengewebe, in das der Fuß eingedrungen ist, in ziemlich fester Verbindung steht. Der Sporophyt dringt nur wenig in das Stämmchen ein, weshalb wohl auch, obwohl die Pflanze niederliegend wächst, nur eine kaum merkliche Ausbeulung an der Ventralseite des Stämmchens entsteht. Stärker ist diese Ausbeulung bei *Southbya nigrella*. — Die unbefruchteten Archegonien sitzen an der Basis der Kalyptra, die also zum größten Teil nur aus dem befruchteten Archegonbauch gebildet ist

Marsupella.

Auch bei *Marsupella* wird das Perianth sehr spät angelegt. Wir sehen an den Fig. 155—157, daß in Stadien, wo die ältesten Archegonien schon fast reif sind, das Perianth erst einen niedrigen Ringwall bildet. Dementsprechend finden wir auch viele Unregelmäßigkeiten und Rückbildungserscheinungen in der Perianthbildung dieser Gattung. *Marsupella emarginata* bildet zwar meistens ein vollkommenes Perianth aus; doch kommen gelegentlich reduzierte Perianthien vor, die nicht rings zusammenhängend sind. Häufiger

wird dieses Verhalten bei *M. apiculata* und *M. condensata*, die ich in dieser Hinsicht ebenfalls untersucht habe. Wir finden hier alle Übergänge zu den Verhältnissen, wie wir sie bei *Gymnomitrium* antreffen. Diese Erscheinungen und Wachstumsvorgänge bei rück-

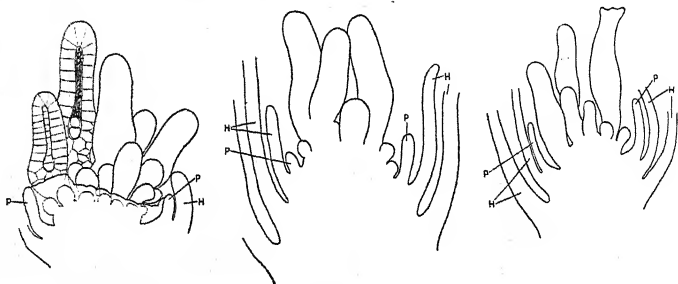


Fig. 155.

Fig. 156.

Fig. 157.

Fig. 155. *Marsupella emarginata*. Spitze eines Sprosses mit jungen bis fast reifen Archegonien, frei präpariert (teilweise im optischen Längsschnitt dargestellt). P = Perianth, dessen Rand angedeutet ist, H = Hüllblatt. Die Marsupienbildung hat bereits begonnen.

Fig. 156. *Marsupella emarginata*. Spitze eines archegonientragenden Sprosses im optischen Längsschnitt, ähnliches Stadium wie in Fig. 155. P = Perianth, H = Hüllblätter.

Fig. 157. *Marsupella emarginata*. Spitze eines archegonientragenden Sprosses im optischen Längsschnitt, etwas älteres Stadium als in Fig. 156. Ein Archegonium ist geöffnet. P = Perianth, H = Hüllblätter.

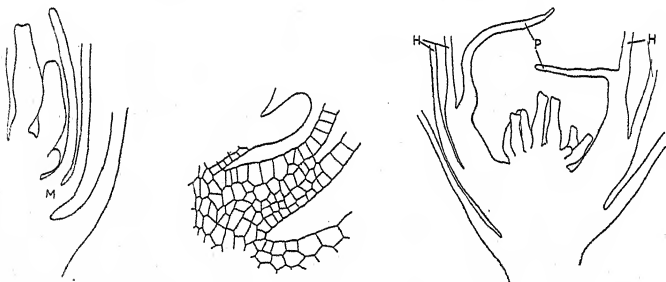


Fig. 158.

Fig. 159.

Fig. 160.

Fig. 158. *Marsupella emarginata*. Wie in Fig. 157, etwas älteres Stadium. (Nur die Hälfte des Längsschnittes ist dargestellt.)

Fig. 159. *Marsupella emarginata*. Das Stück M aus Fig. 158 in stärkerer Vergrößerung.

Fig. 160. *Marsupella emarginata*. Längsschnitt durch ein Marsupium mit jungem Embryo. (Auf dem dargestellten Schnitt sind nur unbefruchtet gebliebene Archegonien getroffen.) P = Perianth, H = Hüllblätter.

gebildeten Hüllen sollen aber im Anschluß an *Gymnomitrium* besprochen werden. Hier verfolgen wir nur die zur Bildung der Marsupien führenden Wachstumsvorgänge bei *Marsupella emarginata*.

Schon sehr früh, vor der Befruchtung, beginnt die Sproßspitze, die ganz aus embryonalem Gewebe besteht, sich zu verbreitern und zu strecken. Der Sproßscheitel mit den Archegonien wächst etwas nach oben, während die Anlage des Perianths durch die Verbreiterung der Sproßspitze ebenfalls verbreitert wird. Weiterhin wächst das Stämmchen an der Insertion von Perianth und Hüllblättern nach oben und hebt diese, wie wir es auch bei den anderen besprochenen Formen gesehen haben, hoch (vgl. Fig. 155—162). Dieses Wachstum geht weiter und führt zu einer Erhöhung des Ringwalles um die Archegonien. Auch weitere Blätter werden von diesem Wachstumsvorgang ergriffen, so daß schließlich zwei bis drei Blattpaare an dem so gebildeten Marsupium stehen. Eine Verschmelzung von Perianth und Hüllblättern findet in keinem Entwicklungsstadium statt. In Fig. 159 ist das Zellnetz an einem noch wenig entwickelten

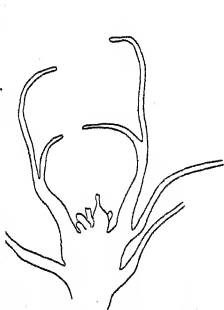


Fig. 161.

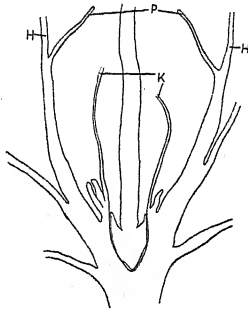


Fig. 162.

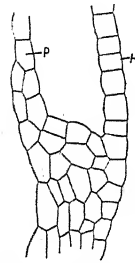


Fig. 163.

Fig. 161. *Marsupella emarginata*. Wie Fig. 160; etwas älteres Stadium, schwächer vergrößert.

Fig. 162. *Marsupella emarginata*. Längsschnitt durch ein fertig entwickeltes Marsupium mit reifem Sporogon. K = Kalyptra, P = Perianth, H = Hüllblätter.

Fig. 163. *Marsupella emarginata*. Oberer Teil eines reifen Marsupiums mit dem Ansatz eines Hüllblattes H und des Perianthes P. (Die Verdickungen der Zellwände sind in der Zeichnung nicht berücksichtigt.)

Marsupium gezeichnet; es ist hier deutlich die Entstehung durch Auswachsen des Stämmchens zu erkennen. Es wäre noch darauf hinzuweisen, daß das Marsupium an seiner Außenseite dasselbe „Rindengewebe“ trägt wie der Sproß. Auch hier geht das Perianth allmählich in das hochgewachsene Stämmchen über (Fig. 163), und es gilt dasselbe, was für *Eucalyx* und *Alicularia* ausgeführt wurde. Das fertige Perianth fand ich an der Mündung gekerbt und zweilippig, wobei aber die Einschnitte den Blattmitten entsprechen. Von einem mittleren Entwicklungsstadium an kann man feststellen, daß das Perianth bereits seine endgültige Größe erreicht hat und daß nur noch das Marsupium weiter wächst.

Gymnomitrium.

Die Gattung *Gymnomitrium* steht *Marsupella* sehr nahe und wurde vielfach mit ihr vereinigt. Heute führen die Hepatikologen eine Trennung nach dem Vorkommen (*Marsupella*) oder Fehlen (*Gymnomitrium*) eines Perianths durch. Ich habe bei Besprechung von *Marsupella* schon darauf hingewiesen, daß auch dort nicht immer ein vollentwickeltes Perianth vorhanden ist, daß vielmehr bei manchen Arten Hemmungsbildungen nicht selten sind. Bei *Gymnomitrium* (untersucht wurde von mir eine in Schwedisch-Lappland häufig gesammelte *Gymnomitrium concinnatum*) wird nun nie mehr ein geschlossenes Perianth angelegt, sondern wir finden nur reduzierte blattartige Gebilde innerhalb der eigentlichen Hüllblätter. Diese reduzierten Gebilde sollen uns im folgenden besonders beschäftigen. — Über die Bildung der Sproßkalyptra siehe Seite 101.

Untersuchen wir zunächst eine junge weibliche Sproßspitze, so finden wir gegen die Archegonien zu immer kleiner werdende Hüll-



Fig. 164.

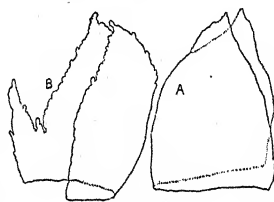


Fig. 165.



Fig. 166.

Fig. 164. *Gymnomitrium concinnatum*. Spitze eines weiblichen Sprosses von der Ventralseite (frei präpariert). Das Hüllunterblatt steht seitlich mit einem Hüllblatt in Zusammenhang. Die seitlichen Hüllblätter sind zweizipfelig.

Fig. 165. *Gymnomitrium concinnatum*. Zwei weibliche Hüllblätter von derselben Seite eines Sprosses; mit jedem ist ein kleines Hüllunterblatt verbunden. A = älteres, B = jüngeres Hüllblatt.

Fig. 166. *Gymnomitrium concinnatum*. Innerstes Hüllblatt um befruchtungsfähige Archegonien, damit seitlich zusammenhängend ein ziemlich weit entwickeltes Hüllunterblatt.

blätter. Sie unterscheiden sich von den Laubblättern dadurch, daß die beiden Blattzipfel spitzer sind und der Einschnitt dazwischen tiefer ist als bei diesen. Die Blattränder der jungen Hüllblätter sind mit zahlreichen Papillen besetzt, wie sie an gleich weit entwickelten Blättern an der Spitze eines sterilen Sprosses nicht zu finden sind (vgl. S. 41 und Fig. 51—53). Während die ventralen Segmente steriler Sprosse keine Amphigastrien, sondern nur kleine Papillen, die an der Sproßspitze nachweisbar sind, bilden (vgl. Org. II, S. 722) treten in der Hüllblattregion kleine Unterblätter auf, die seitlich an der Basis mit einem der seitlichen Hüllblätter

zusammenhängen. Meist sind nur an zwei Blattpaaren Unterblätter nachzuweisen; das der Sproßspitze genäherte ist stärker entwickelt und meistens mit dem Seitenhüllblatt höher in Zusammenhang als das ältere (vgl. Fig. 164—166). Jedoch konnte ich nicht immer diese Unterblätter nachweisen; es finden sich hierin Unterschiede bei Pflanzen aus demselben Rasen.

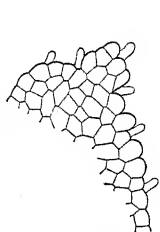


Fig. 167.



Fig. 168.

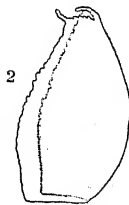


Fig. 168.

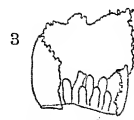


Fig. 168.



Fig. 168.

Fig. 167. *Gymnomitrium concinnatum*. Zipfel des in Fig. 168, 3 dargestellten Blattgebildes in stärkerer Vergrößerung. Am Rande zahlreiche Papillen.
Fig. 168. *Gymnomitrium concinnatum*. Blattgebilde, die an einem weiblichen Sproß auf die normal entwickelten Hüllblätter nach der Spitze hin folgten und die Archegonien unmittelbar umgaben. 1, 2 und 3 die Blattgebilde in der Altersfolge, 4 ein schematischer Querschnitt, der die Stellungenverhältnisse dieser Blattgebilde zeigen soll. Weitere Erklärung im Text.

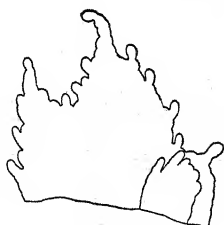


Fig. 169 A.



Fig. 169 B.



Fig. 170.

Fig. 169. *Gymnomitrium concinnatum*. Blattgebilde um befruchtungsfähige Archegonien. Das größere Blatt A stimmte in der Stellung mit den Seitenblättern überein, B mit einem Unterblatt. Bei A nach innen noch ein kleines Blattgebilde, dessen Stellung zur Symmetrie der Pflanze nicht in Beziehung zu bringen war.
Fig. 170. *Gymnomitrium concinnatum*. Zwei als Teilstücke eines reduzierten Perianths aufgefaßte Blättchen innerhalb der normalen Hüllblätter, an einem Sproß mit befruchtungsfähigen Archegonien. Außerdem sind die Ränder zweier Hüllblätter angedeutet, die nach außen auf diese Blattgebilde folgten.

Die Hüllblätter umfassen mit breiter Basis die Archegonien, sind aber nach oben längs ihrer Mittellinie mit beiden Blatthälften zusammengeschlagen; ein Querschnitt durch die Blattbasis würde halbkreisförmige Gestalt, durch eine höhere Zone des Blattes aber schmal U-förmige mit langen Schenkeln haben. Innerhalb der normal ausgebildeten, aber noch sehr kleinen innersten Hüllblätter finden sich dann die noch kaum erkennbaren Blattgebilde, die unvoll-

ständige Auswüchse von Segmenten darstellen und die deshalb keine regelmäßige Stellung erkennen lassen. Auch die Gestalt dieser Blättchen ist unregelmäßig und verschieden. Erst wenn einige Archegonien bereits geöffnet sind, werden diese Blattgebilde deutlicher.

Durch Präparation einer solchen weiblichen Sproßspitze erkennen wir z. B. die in Fig. 168 dargestellten Verhältnisse: Auf die normal ausgebildeten Hüllblätter folgen nach innen die Gebilde 1, 2 und 3. Bei 1 sehen wir die gewöhnliche zweizipfelige Gestalt eines normalen Hüllblattes, das aber an der ventralen Seite seitlich verbreitert erscheint. Offenbar ist dieser seitliche Anhang als Unterblatt aufzufassen, das mit dem Hüllblatt kongenital verwachsen ist. Dem Blatt 1 gegenüber steht das Blatt 2, das die gewöhnliche Gestalt und Stellung eines Hüllblattes hat. Nun folgt nach innen das Gebilde 3 mit unregelmäßigem Rand; es greift noch über das ventrale Segment über. Auf dieses Gebilde folgt nach innen noch ein kleines Blättchen von abweichender Stellung. In Fig. 168, 4 sind die Stellungsverhältnisse dieser Gebilde durch einen schematischen Querschnitt dargestellt. Es kann wohl kaum einem Zweifel unterliegen, daß das Gebilde 3 ein reduziertes Perianth darstellt und daß auch das kleine Blättchen bei 3 einen Auswuchs eines (oder zweier) archegonproduzierender Segmente darstellt. Wir haben ja schon bei *Alicularia* gesehen, daß gerade bei Formen, deren Perianth reduziert ist, solche Bildungen nicht selten sind. Fig. 167 zeigt ein Stück des Randes des Gebildes 3 aus Fig. 168 mit zahlreichen Papillen. Die Fig. 169 und 170 zeigen noch weitere Beispiele von solchen reduzierten Blattgebilden innerhalb der Hüllblätter. Bemerkenswert ist überall die ganz unregelmäßige Stellung, die wir dadurch erklären, daß beim Auswachsen der Segmente auf die Segmentgrenzen ebenso wenig Rücksicht genommen wird, wie bei den meisten Perianthien, die ja auch als gleichmäßige Ringwülste aus einem Segmentumlauf entstehen. Bei *Gymnomitrium* wachsen eben diese Segmente nur an einzelnen, zur Gesamtsymmetrie offenbar in keiner Beziehung stehenden Stellen aus.

Um die Lageverhältnisse dieser Hemmungsbildungen, insbesondere auch die Tatsache, daß sie auch über Segmentgrenzen übergreifen können, ganz klar zu machen, sind in Fig. 171—173 Querschnitte in verschiedenen Höhen durch eine Sproßspitze mit befruchtungsfähigen Archegonien dargestellt. Am höchsten geführt ist der in Fig. 171 dargestellte Schnitt. Die quer getroffenen Archegonien sind umgeben von normal entwickelten Hüllblättern r_1 — r_3 und s_2 — s_4 ; auch die Spitzen von drei Hüllunterblättern sind getroffen

(a_1 — a_3). Nun folgen aber nach innen links zwei quergeschnittene Blattpartien, die, wie der tiefergeführte Schnitt in Fig. 172 zeigt, zwei Zipfel eines reduzierten Gebildes sind, das auf der Dorsalseite nicht entwickelt ist (s_1). Erst auf dem tiefergeführten Schnitt Fig. 172 sehen wir auf der Dorsalseite des Sprosses ein niedriges Blattgebilde u , das über die dorsale Grenze der seitlichen Segmente weggreift. Wir sehen ferner in Fig. 172, daß die Unterblätter in tieferen Zonen seitlich mit einem Hüllblatt (dem linken) zusammenhängen; das jüngste Unterblatt a_1 ist noch am weitesten hinunter selbständig. In der Mitte ist das Gewebe des Sproßscheitels getroffen, auf dem die Archegonien sitzen. Ein Längsschnitt durch ein ähnliches Stadium ist in Fig. 105 dargestellt.

Diese innersten Blättchen sind nur selten ganz frei. Meistens sind sie mit einem älteren Blatt verbunden, aber nicht marginal, sondern laminal, und zwar an einer Linie, die von der Blattbasis gegen die Blattspitze in der Sproßrichtung geht. Dabei kann diese Verbindung nur die unterste Partie der Blättchen betreffen oder mehr oder weniger hoch hinauf reichen. Bei den in den Fig. 171 bis 173 dargestellten Querschnitten durch

verschiedene Zonen einer archegonientragenden Sproßspitze ist eine solche Verbindung nur sehr tief zwischen u und s_2 hergestellt, wie der tiefste der drei Schnitte (Fig. 173) zeigt. Bei den in den Fig. 168—170 dargestellten Beispielen war diese laterale Verbindung mehr oder weniger hoch hergestellt, läßt sich aber in dieser Darstellung (Seitenansicht) nicht zeigen.

Wie ist nun diese Verbindung aufzufassen? Auch hier handelt es sich nicht um eine nachträgliche Verwachsung an diesen Partien, sondern um ein gemeinsames Auswachsen von der gemeinsamen Basis aus, um eine „kongenitale Verwachsung“, also um dieselbe Erscheinung wie bei der Entstehung eines Perianths oder bei der

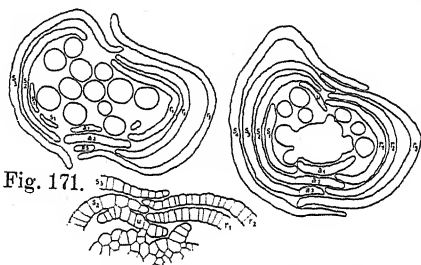


Fig. 171.

Fig. 173.

Fig. 172.

Fig. 171. *Gymnomitrium concinnatum*. Querschnitt durch die Spitze eines archegonientragenden Sprosses. Erklärung der Bezeichnungen im Text.

Fig. 172. *Gymnomitrium concinnatum*. Querschnitt durch dieselbe Sproßspitze, wie in Fig. 171, 60 μ tiefer geführt. Erklärung der Bezeichnungen im Text.

Fig. 173. *Gymnomitrium concinnatum*. Stück eines Querschnittes durch dieselbe Sproßspitze wie in Fig. 171 und 172, 40 μ tiefer geführt als der in Fig. 172 dargestellte Schnitt. Erklärung der Bezeichnungen im Text.

seitlichen „Verwachsung“ zweier Blätter. Nur werden dort zwei seitlich aneinander angrenzende Segmente durch gemeinsames Auswachsen verbunden, es entsteht also ein marginaler Zusammenhang, während hier zwei hintereinander, mit den Segmenthauptflächen aneinandergrenzende Segmente gemeinsam auswachsen, aber nur an einzelnen Stellen. Zunächst wachsen sie jedoch getrennt aus. Je höher hinauf die Blättchen miteinander verbunden sind, desto früher ist das gemeinsame Auswachsen erfolgt; je weniger hoch der Zusammenhang besteht, desto später. Ebenso ist es ja bei den seitlich zusammenhängenden Blättern und hängt zusammen mit dem an der Basis erfolgenden interkalaren Wachstum. An einem Schema

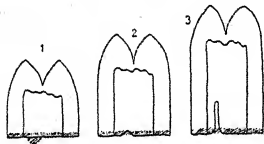


Fig. 174. *Gymnomitrium concinatum*. Schema zur Erklärung des Zustandekommens des laminalen Zusammenhangs der Blattgebilde um die Archegonien. Erklärungen im Text.

wollen wir uns den Vorgang nochmals klarmachen. In Fig. 174, 1 sind die Umrisse zweier hintereinander stehender Blätter dargestellt. Das stärkste Wachstum der Blätter geschähe an der Basis in der schraffierten Zone (in diesem jungen Zustand freilich auch noch in den übrigen Teilen der Blattfläche; doch kommt dieses Wachstum für uns hier nicht in Betracht). Auch das Stämmchen, an

dem die Blätter inseriert sind, ist noch in lebhafter Zellteilung begriffen. Wenn nun das Stämmchen an der unterhalb der durch eine Linie angedeuteten Blattinsertion gelegenen, durch Schraffieren bezeichneten Stelle stärker wächst als in den umgebenden Partien, so wächst hier eine Zone, in der die Segmente nicht getrennt sind, vor (Fig. 174, 2) und nun durch Einbeziehung in die interkalare Wachstumszone der Blättchen weiter aus, wodurch eben der Gewebestreifen entsteht, an dem die Blättchen schließlich im Zusammenhang erscheinen (Fig. 174, 3). Gewiß ist das nur eine Konstruktion, da sich hier die Wachstumsverhältnisse wohl nie unmittelbar werden verfolgen lassen. Diese Annahme steht aber vollkommen im Einklang mit den zu beobachtenden Tatsachen. Andere Möglichkeiten wären nur die einer nachträglichen Verwachsung, d. h. einer Verschmelzung der Zellwände an den betreffenden Stellen, oder die einer nachträglichen Spaltung zweier zusammen ausgewachsener Segmente mit Ausnahme des Streifens, an dem die beiden Blätter verbunden erscheinen. Aber weder von einer wirklichen Verwachsung noch von einer Spaltung war an den vielen von mir untersuchten Beispielen etwas zu beobachten.

In der Gestaltung der fertig entwickelten Hüllorgane von

Gymnomitrium concinnatum habe ich nun eine reiche Mannigfaltigkeit gefunden, die aber leicht zu erklären ist durch die verschiedene Lage der Stellen, an denen das Hochwachsen einer gemeinsamen Basis verschiedener Blättchen erfolgt. Ich fand Hüllorgane, die eine rings geschlossene Hülle bildeten, sowie alle Übergänge bis zu einzelnen Hüllblättern. An Hand des Schemas in Fig. 175 wollen wir uns zunächst das Zustandekommen der verschiedenen Möglichkeiten der Hüllbildung durch das an verschiedenen Stellen erfolgende Auswachsen einer gemeinsamen Basis erklären. In Fig. 175 A sind schematische Querschnitte durch die Blattgebilde dargestellt, wie wir sie um befruchtungsfähige Archegonien antreffen (vgl. Fig. 171 bis 173). Wenn an den in Fig. 175 A 1 bezeichneten Stellen die Oberfläche des Stämmchens an der Blattinsertion noch in das Blattwachstum einbezogen wird, so wird das auf die Gestaltung der Hüllorgane keinen Einfluß haben (die Stellen, wo Gewebe der Stämmchenoberfläche in das Blattwachstum einbezogen ist, sind durch Schraffurung angedeutet). Es wachsen eben die Blättchen einzeln aus, und man sieht es ihnen schließlich nicht an, ob das Weiterwachsen nur durch Zellteilungen im Blatt oder auch unter Einbeziehung von Elementen der Oberfläche des Stämmchens an den bezeichneten Stellen erfolgt ist. Erfolgt dagegen dieses Auswachsen der die gemeinsame Basis der Blätter darstellenden Stämmchenoberfläche an den in Fig. 175 A 2 bezeichneten Stellen, so wird eine Hülle entstehen, die nur noch an einer Stelle (bei x) offen ist. Wenn auch dort die gemeinsame Basis auswächst, so entsteht eine rings geschlossene Hülle, die nur oben die den ursprünglichen Blattgebilden entsprechenden Einschnitte zeigt.

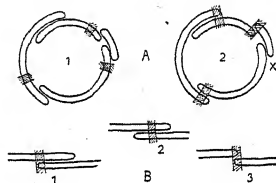


Fig. 175. Schema zur Darstellung verschiedener Möglichkeiten der Hüllenbildung bei *Gymnomitrium concinnatum*. Erklärungen im Text.

Der Zusammenhang zweier Blättchen ist häufig so, daß der Rand des einen mit der Fläche des anderen verbunden ist. Die Entstehung ist so zu verstehen, daß an der in Fig. 175 B 1 bezeichneten Stelle das Stämmchen hochgewachsen ist. Fig. 175 B 2 und 3 zeigen andere mögliche Fälle.

Dieses Auswachsen einer gemeinsamen Basis kann, wie schon erwähnt wurde, früher oder später erfolgen. Häufig ist es so, daß zunächst nur an wenigen Stellen dieses Auswachsen erfolgt, daß aber später das Stämmchen an einem größeren Teil des Hüllblattkreises gemeinsam auswächst. Ja, gegen das Ende der Entwicklung

der Hülle kommt es offenbar auch vor, daß das Stämmchen wirklich ringförmig auswächst. Daß an einer Stelle die Stämmchenoberfläche bei der Hüllenbildung beteiligt ist, ist daran zu erkennen, daß an der betreffenden Stelle der Blattrand nicht bis zur Basis der Hülle reicht: Durch das ausgewachsene Sproßgewebe wurde der Blattansatz höher verlegt. An den Stellen, wo kein Blattrand sich befindet, kann man natürlich nicht feststellen, ob die Hülle an dieser Stelle reine Blattnatur hat, oder ob dort die Zellen Abkömmlinge ursprünglicher Oberflächenzellen des Sprosses sind.

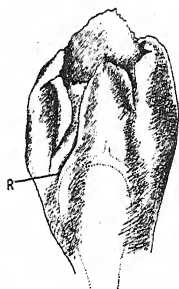


Fig. 176.



Fig. 177.

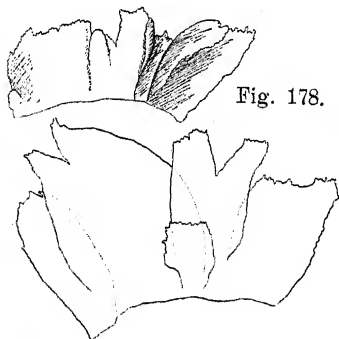


Fig. 178.

Fig. 179.

Fig. 176. *Gymnomitrium concinnatum*. Hülle um ein Sporogon. Die Hülle ist rings geschlossen; nur im oberen Teil sind die einzelnen, an der Bildung der Hülle beteiligten Blattgebilde erkennbar. Am tiefsten reicht der Rand des vorderen Blattes (R). Unterhalb der so bezeichneten Stelle ist die Hülle aus dem rings ausgewachsenen Stämmchen gebildet. Durch gemeinsames Auswachsen von Hüllblättern war um diese Hülle noch eine zweite unvollständige, auf einer Seite offene Hülle gebildet. Durch die Hülle schimmert die Kalyptra und der Embryo.

Fig. 177. *Gymnomitrium concinnatum*. Hülle um ein Sporogon, rings geschlossen. Ein Blattrand reicht jedoch bis zum Grunde der Hülle. Das Stämmchen ist also nicht rings ausgewachsen. Auf die Hülle folgte nach außen zunächst ein einzelnes Hüllblatt, darauf ein an der Ventralseite verbundenes, dorsal offenes Hüllblattpaar. Durch die Hülle schimmert die Kalyptra.

Fig. 178. *Gymnomitrium concinnatum*. Hülle um ein Sporogon, ausgebreitet. Auf einer Seite blieb die Hülle offen, ist im übrigen aber im Zusammenhang. Die Ränder der Blätter, die an der Bildung der Hülle beteiligt sind, reichen teilweise bis zum Grunde der Hülle.

Fig. 179. *Gymnomitrium concinnatum*. Hülle um ein reifes Sporogon, ausgebreitet. Die einzelnen Blättchen sind sehr tief herab durch ihre Blattränder zu erkennen, nur am Grunde der Hülle ist ein niedriger Ringwall aus ausgewachsenem Stämmchengewebe gebildet. Auf einer Seite war die Hülle ganz offen.

Nach dieser etwas eingehenderen allgemeinen Darstellung der Hüllbildung bei *Gymnomitrium* sind die in Fig. 176—179 dargestellten Fälle der vielen von mir beobachteten Hüllbildungen leicht zu verstehen, und ich kann, unter Hinweis auf die Figurenerklärungen, auf eine weitere Darstellung verzichten. Es sei nur

noch erwähnt, daß auch außerhalb dieser Hüllen gelegentlich noch mehr oder weniger geschlossene Hüllen durch gemeinsames Auswachsen der Hüllblätter entstehen.

Es müssen also die Verhältnisse an den jungen archegontragenden Sprossen erkannt werden, um das Wesen der Hüllen um das reife Sporogon zu verstehen. Es handelt sich bei dieser Hüllbildung somit in der Hauptsache um die Verschiedenheiten in der Einbeziehung von Stämmchengewebe in das Wachstum der Blattgebilde. Gehen wir von der Marsupienbildung bei *Marsupella* aus, so kann man die Hüllenbildung bei *Gymnomitrium* als eine partielle Marsupienbildung bezeichnen, insofern nämlich, als eben das ringförmige Hochwachsen des Stämmchens, wie wir es bei *Marsupella* gesehen haben, nur an einzelnen Stellen erfolgt.



Fig. 180.

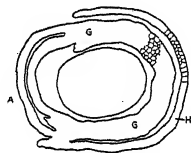


Fig. 181 a.

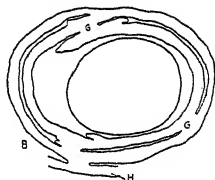


Fig. 181 b.

Fig. 180. *Gymnomitrium concinnatum*. Querschnitt durch die Hüllorgane um ein reifes Sporogon. (Die quergeschnittenen Blätter sind, der Einfachheit halber, nur als einfache Linien dargestellt.) Der Kreis in der Mitte stellt den quergeschnittenen Sporogonstiel dar. Erklärungen im Text. (Mikrotomschnitt.)

Fig. 181. *Gymnomitrium concinnatum*. Zwei Querschnitte durch eine Hülle um ein reifes Sporogon, a nahe der Basis, b etwas höher geschnitten. Die gleichen Teile sind in beiden Figuren mit gleichen Buchstaben bezeichnet. H = Hüllblatt (in b nur ein kleiner Teil davon gezeichnet), G = hochgewachsene gemeinsame Basis, die in Fig. b in die einzelnen Blattgebilde geteilt erscheint, die nur an einzelnen Stellen im Zusammenhang stehen. In der Mitte die quer getroffene Kalyptra. (Mikrotomschnitt.)

Die Fig. 180—184 zeigen noch eine Reihe von teilweise etwas schematisierten Querschnitten durch die Hüllen um mehr oder weniger weit entwickelte Sporogonien von *Gymnomitrium concinnatum*. Alle Querschnitte stimmen mit der Annahme einer partiellen Marsupienbildung überein und sind, soweit ich sehe, in ihrer Gesamtheit nur mit dieser Annahme zu verstehen. In Fig. 180 ist keine rings geschlossene Hülle gebildet. Offenbar ist ein reduziertes Blattstück A durch Auswachsen der gemeinsamen Basis mit seinem Rand mit dem Hüllblatt B verbunden, das nun seitlich, wie dies auch sonst bei Hüllblättern nicht selten ist, kongenital mit dem Hüllblatt C verwachsen ist. Hüllblatt C ist ebenso mit Hüllblatt D im Zusammenhang. Die weiteren Hüllblätter E, F und G sind frei. Fig. 181 a und b zeigen zwei verschieden hohe Querschnitte durch ein

Sporogon mit Hülle. An der Basis ist das Stämmchen in mehr als halbkreisförmiger Zone hochgewachsen, während es höher nur noch an einzelnen Stellen die Verbindung zwischen den Blättern herstellt. Fig. 182 zeigt, daß auch die Kalyptra an einzelnen Stellen höher

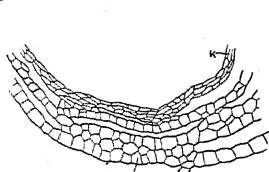


Fig. 182.

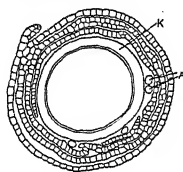


Fig. 183.

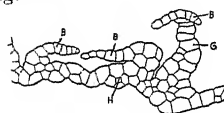


Fig. 184.



Fig. 185.



Fig. 186.

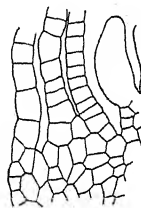


Fig. 187.



Fig. 188.

Fig. 182. *Gymnomitrium concinnatum*. Stück eines Querschnittes durch die Hüllen um ein reifes Sporogon. Die Kalyptra K erscheint an zwei Stellen höher mit den Hüllorganen in Verbindung. H = Hülle. (Mikrotomschnitt.)

Fig. 183. *Gymnomitrium concinnatum*. Querschnitt durch die Hüllorgane um ein Sporogon. K = Kalyptra, A = unbefruchtete Archegonien. (Mikrotomschnitt.)

Fig. 184. *Gymnomitrium concinnatum*. Stück eines Querschnittes durch die Hülle um ein reifes Sporogon. B = Blattgebilde, die durch Auswachsen der Stämmchenpartie G mit der Hülle H verbunden sind. (Mikrotomschnitt.)

Fig. 185. *Gymnomitrium concinnatum*. Stück eines Längsschnittes durch eine Hülle. Es ist gerade eine Stelle getroffen, wo die gemeinsame Basis der Blätter hochgewachsen ist. Links die Kalyptra, an der unbefruchtete Archegonien sitzen. (Mikrotomschnitt.)

Fig. 186. *Gymnomitrium concinnatum*. Ein ähnliches Präparat wie in Fig. 185. (Mikrotomschnitt.)

Fig. 187. *Gymnomitrium concinnatum*. Dasselbe Objekt wie in Fig. 186, aber ein Stück eines benachbarten Längsschnittes. Die Blättchen sind hier bis (fast) zur Basis frei. (Mikrotomschnitt.)

Fig. 188. *Gymnomitrium concinnatum*. Längsschnitt durch eine Sproßspitze mit Sporogon. H = Hüllblätter, die links getrennt, rechts gemeinsam ausgewachsen sind. Einige unbefruchtete Archegonien an der Kalyptra K sind angeschnitten. (Mikrotomschnitt.)

mit den Blatthüllen verbunden erscheinen kann, was wiederum nur durch ein Hochwachsen des Stämmchens an der gemeinsamen Basis der Kalyptra und des Blättchens an diesen Stellen bedingt ist. Im

übrigen bietet dieser Querschnitt nach dem Gesagten nichts Neues. Auch Fig. 183 ist klar. In Fig. 184 ist ein Querschnitt durch ein Stück der Hülle dargestellt, den ich mir so erkläre, daß B kleine Blättchen sind (wie die in Fig. 170 dargestellten), deren Ränder mit der Fläche anderer Blätter durch Auswachsen der gemeinsamen Basis verbunden sind.

Wenn man Längsschnitte durch die Hüllen herstellt, so kann man, wenn man gerade die Stellen trifft, wo die partielle Marsupienbildung stattgefunden hat, d. h. wo das Stämmchen hochgewachsen ist, dieselben Bilder bekommen wie bei vollständigen Marsupien (z. B. von *Marsupella*). Solche Präparate sind in Fig. 185 und 186 dargestellt. Auf Nachbarschnitten dagegen sieht man die Blätter bis zum eigentlichen Stämmchen frei (Fig. 187). Auch kann ein Schnitt so geführt werden, daß auf einer Seite die Hüllblätter frei, auf der anderen Seite verbunden erscheinen (Fig. 188).

Prasanthus.

Ganz ähnliche Verhältnisse, wie wir sie für *Gymnomitrium* gefunden haben, liegen auch bei *Prasanthus* vor. Auch hier ist kein wirkliches Perianth ausgebildet, sondern es finden sich nur einzelne unregelmäßige Blattstücke in unbestimmter Stellung innerhalb der eigentlichen Hüllblätter. Auch hier finden sich diese Blattgebilde häufig hintereinander stehend, woraus hervorgeht, daß sie nicht alle

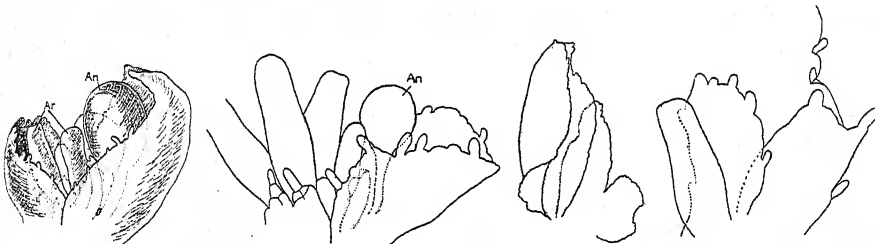


Fig. 189.

Fig. 190.

Fig. 191.

Fig. 192.

Fig. 189. *Prasanthus succicus*. Frei präparierte Spitze eines Sprosses mit Antheridien und Archegonien. Das Antheridium An steht in der Achsel eines normalen Hüllblattes, auf das nach innen reduzierte Blättchen folgen. (Die Umrisse dieser Blättchen sind durch die durchscheinenden Hüllblätter hindurch erkennbar und punktiert angedeutet.) Ar = Archegonien.

Fig. 190. *Prasanthus succicus*. Teil der frei präparierten Spitze eines Stämmchens mit Archegonien und einem Antheridium An, das in der Achsel eines Hüllblattes steht, dessen Rand durch kurze Zellreihen und Papillen gegliedert erscheint. Auf dieses Hüllblatt folgt nach innen ein reduziertes Blättchen, dessen Umrisse durchschimmern.

Fig. 191. *Prasanthus succicus*. Blattartige Gebilde um Archegonien.

Fig. 192. *Prasanthus succicus*. Blattartige Gebilde um Archegonien, mit einem Archegonium dargestellt.

nur einem Segmentumlauf angehören (Fig. 189—192). Dafür, daß diese Gebilde tatsächlich als reduzierte Blätter (bzw. Perianthien) aufzufassen sind und nicht nur Paraphyllien darstellen, spricht bei *Prasanthus* u. a. die Tatsache, daß gelegentlich in den Achseln der innersten noch normal entwickelten Blätter Antheridien stehen, auf die dann unmittelbar die fraglichen Gebilde folgen (Fig. 189 u. 190). Wären das nun nicht reduzierte Blätter, sondern Paraphyllien, so wäre die „Infloreszenz“ als synoecisch zu betrachten (nach der Definition von S. O. LINDBERG). Dies ist aber von keinem foliosen Lebermoos bekannt¹⁾. Die Ansicht, daß es sich bei diesen Gebilden um Paraphyllien handle, die innerhalb der Hüllblätter auftreten, könnte man auch für *Gymnomitrium* vertreten; doch ist dies wenig wahrscheinlich, da wir eine deutliche Reihe in der Reduktion des Perianths verfolgen können.

Auch bei *Prasanthus* finden wir ähnliche Verbindungen der Flächen zweier Blätter, wie wir sie für *Gymnomitrium* festgestellt und ausführlich beschrieben haben. Bei der Ausbildung der Hüllen um die reifen Sporogonien treffen wir auch hier ähnliche Verschiedenheiten wie bei *Gymnomitrium*, nur ist bei *Prasanthus* die Marsupienbildung im allgemeinen noch weniger ausgebildet. Ganz geschlossene Hüllen sind ziemlich selten.

Marsupella.

Bei Behandlung der Marsupienbildung bei *Marsupella emarginata* habe ich schon darauf hingewiesen, daß auch in dieser Gattung das Perianth nicht immer vollkommen entwickelt ist, sondern daß wir hier Übergänge zu den bei *Gymnomitrium* gefundenen Verhältnissen finden. Da solche Übergänge für die Frage des systematischen Wertes der beiden Gattungen, sowie für die Auffassung der Reduktion des Perianths von Bedeutung sind, seien meine Befunde hier mitgeteilt.

Marsupella emarginata hat meist ein wohlentwickeltes Perianth und normal ausgebildete Hüllblätter. Doch wurde gelegentlich be-

¹⁾ S. O. LINDBERG schreibt (32, S. 93): „Si les organes mâles sont mêlés aux pistillides en dedans des bractées intérieures l'inflorescence est synoïque, comme chez beaucoup de Mousses vraies. Chez les Hépatiques, cette inflorescence a été trouvée seulement dans quelques espèces des genres *Marsupella* et *Cesia* (= *Gymnomitrium*, wozu LINDBERG auch *Prasanthus* rechnet, d. Verf.) où elle n'est cependant pas constante.“ LINDBERG hat offenbar die noch kleinen Blattgebilde innerhalb der Antheridien nicht gesehen und kam so zu dem falschen Schluß einer Synoecie bei *Marsupella*, *Gymnomitrium* und *Prasanthus*.

obachtet, daß eines der Hüllblätter nur teilweise ausgebildet, der Rest des Segmentes aber nur zu einzelnen Papillen ausgewachsen war (Fig. 193). Auch bei jungen Perianthien wurde verschiedentlich gefunden, daß eine Seite stark gehemmt und kaum ausgewachsen war, während die übrigen Teile des Perianths schon eine ansehnlichere Höhe erreicht hatten.

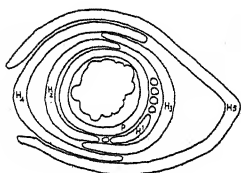


Fig. 193.

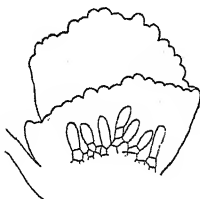


Fig. 194.

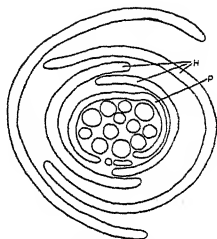


Fig. 195.

Fig. 193. *Marsupella emarginata*. Querschnitt durch die Spitze eines archegonien-tragenden Stämmchens. H_1-H_5 = Hüllblätter, H_1 ist nur teilweise ausgebildet. P = Perianth. In der Mitte das Gewebe des Sprosskegels, auf dem die Archegonien sitzen.

Fig. 194. *Marsupella condensata*. Reduziertes Perianth, jung; auf einer Seite offen. Die Archegonien sind herauspräpariert. An der Außenseite des Perianths entspringt ein mehrzelliges, flächiges Paraphyllium, das am Rand Papillen trägt.

Fig. 195. *Marsupella condensata*. Querschnitt durch die Spitze eines archegon-tragenden Sprosses. H = Hüllblätter, P = das reduzierte Perianth, das die Archegonien umgibt. (Durch den Schnitt haben sich die Hüllblattränder unnatürlich nach außen gedehnt.)

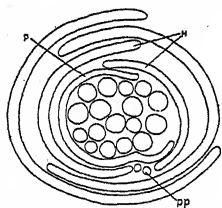


Fig. 196.



Fig. 197.

Fig. 196. *Marsupella condensata*. Ein ähnlicher Querschnitt wie in Fig. 195 durch eine andere Sproßspitze. Das Perianth ist noch stärker reduziert. pp = Papillen des jüngsten Amphigastriums; sonst Bezeichnungen wie in Fig. 195.

Fig. 197. *Marsupella condensata*. Hülle um ein junges Sporogon, rings geschlossen. Der untere Teil der Hülle ist als Marsupium aufzufassen. In A ist die Hülle in ihrer natürlichen Lage dargestellt, in B an einer Seite aufgetrennt und ausgebreitet. Bei X reicht ein Blattrand bis zur Basis, das anschließende Blatt ist mit der Fläche des Blattes verbunden.

Dagegen fand ich bei meinem Material von *Marsupella condensata* nur selten ein normal entwickeltes Perianth vor. Die meisten Perianthien waren auf einer Seite offen, wie in den Fig. 194—196 in Seitenansicht und auf Querschnitten zu sehen ist. Auch hier

wurden durch partielle oder vollständige Marsupienbildung Verbindungen zwischen dem reduzierten Perianth und den Hüllblättern hergestellt, die hier zur Bildung von Hüllen um das Sporogon führten, die in den von mir untersuchten Fällen alle rings geschlossen waren (Fig. 197 u. 198). Aber trotzdem ist hier ebensowenig mehr von einem wirklichen Perianth zu sprechen wie bei *Gymnomitrium* und *Prasanthus*. Der Unterschied gegenüber diesen ist nur ein quantitativer und liegt in der weniger weit fortgeschrittenen Reduktion des Perianths.

Marsupella apiculata fand ich weniger reduziert. Das Perianth war meist normal entwickelt. In einem Fall stand das jüngste normal zweizipfelige Hüllblatt seitlich mit einem niedrigen Halbring in Verbindung, der in seiner Gestalt den Eindruck eines halben Perianths machte. Darauf folgte nach innen, vor dem jüngsten Hüllblatt, ein weiteres halbringförmiges blattartiges Gebilde von perianth-



Fig. 198.

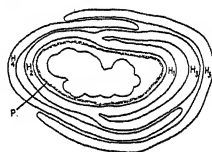


Fig. 199.

Fig. 198. *Marsupella condensata*. Ähnliche Hülle wie in Fig. 197, aufgetrennt und ausgebreitet.

Fig. 199. *Marsupella apiculata*. Querschnitt durch die Spitze eines archegontragenden Stämmchens. H_1-H_5 = Hüllblätter, P = Perianth, dessen Zellen abgestorben und geschrumpft sind. In der Mitte ist das Gewebe des Sproßscheitels getroffen, auf dem die Archegonien sitzen. Die jüngsten Hüllblätter sind nahe ihrer Basis getroffen und sind dort an den Rändern miteinander verbunden. (Mikrotomschnitt.)

artiger Beschaffenheit, das frei war. Es war also gewissermaßen die aus dem älteren Segment entstandene Perianthhälfte mit dem jüngsten Hüllblatt zusammen ausgewachsen, so daß die aus dem jüngsten Segment entstandene zweite Hälfte des Perianths freibleiben mußte. — Das Perianth stirbt bei *Marsupella apiculata* oben frühzeitig ab, so daß die Zellen schrumpfen, während es unten nachwächst. Offenbar ist dies dieselbe Erscheinung, die das Absterben der Blattränder, das längst bekannt ist und als systematisches Kennzeichen der Art dient, bewirkt. Fig. 199 zeigt einen Querschnitt durch die Spitze eines archegontragenden Sprosses. Das Perianth ist dort getroffen, wo die Zellen bereits abgestorben und

geschrumpft sind. Die Hüllblätter sind nahe ihrer Basis am Rande kongenital verwachsen.

In den Florenwerken pflegt die Behandlung der europäischen akrogynen Jungermaniaceen mit *Gymnomitrium* begonnen zu werden, an die sich Formen wie *Marsupella* und *Prasanthus* anschließen und von denen zu *Alicularia*, *Eucalyx* und *Haplozia* geführt wird¹⁾. Daß es sich bei diesen Gattungen tatsächlich um eine zusammengehörige Gruppe handelt, geht aus vielen Merkmalen hervor und ist besonders auch aus dem Vorkommen von Übergangsformen zwischen allen Gattungen ersichtlich. *Gymnomitrium* und *Marsupella* werden nach dem Vorkommen oder Fehlen eines Perianths auseinander gehalten, ein Unterschied, der aber, wie wir gesehen haben, keineswegs eine scharfe Grenze erlaubt (vgl. S. 125—126).

Die Systematik der Gattungen *Gymnomitrium* und *Marsupella* bedarf einer gründlichen Revision, wobei die oben mitgeteilten Ergebnisse über die Perianthreduktionen zu verwerten sind. Auch die in jüngerer Zeit erschienenen Arbeiten von SCHIFFNER (44, 1901, Nr. 3, und 45) konnten, so wenig wie die von SPRUCE (51) und STEPHANI (54), um die wichtigsten zu nennen, eine endgültige Klärung bringen (vgl. betreffs der übrigen Literatur MÜLLER, 36, I, S. 414 u. 489; II, S. 742). Wohl wurden gelegentlich schon die innersten unregelmäßigen Blattgebilde gefunden (bei SCHIFFNER l. c. als Perianthialblättchen bezeichnet), doch blieb die Möglichkeit der Bildung rings geschlossener Hüllen bei Anlage einzelner Blättchen unbekannt. Diese Verhältnisse müssen aber vor allem beim Vergleich von älteren mit jüngeren Stadien beachtet werden. SPRUCE (l. c.) hat schon darauf hingewiesen, daß in der Perianthbildung Übergänge zwischen *Marsupella* und *Gymnomitrium* vorkommen und will deshalb die Trennung der beiden Gattungen aufheben. Auch LINDBERG wollte das Perianth nicht zur Gattungscharakteristik heranziehen, sondern die Trennung der beiden Gattungen nach habituellen Merkmalen durchführen. Beide Ansichten konnten sich nicht durchsetzen. STEPHANI (l. c.) hat die Übergänge, die SPRUCE festgestellt hatte, bestritten, wahrscheinlich infolge mangelhafter Beobachtung der jungen Perianthanlagen bzw. der jüngsten freien

¹⁾ Die z. B. bei MÜLLER noch eingefügten Gattungen *Southbya*, *Arnellia* und *Gongylanthus* lasse ich hier, weil für unsere Frage unwesentlich, außerhalb der Betrachtung, ohne damit irgendwie zur Frage der systematischen Stellung dieser Gattungen Stellung nehmen zu wollen. Wenn sie in dieselbe Reihe gehören, so sind es ohne Zweifel ebenfalls abgeleitete Formen.

Blättchen. Auch SCHIFFNER (l. c.) bestreitet die Richtigkeit der SPRUCE'schen Ergebnisse ¹⁾.

Da es Aufgabe einer anderen Untersuchung sein muß, bei den verschiedenen Arten der beiden Gattungen die Perianthverhältnisse unter Berücksichtigung der hier mitgeteilten Ergebnisse zu vergleichen, soll es auch einer solchen Untersuchung vorbehalten bleiben, die vielen Widersprüche, die sich bei den einzelnen Autoren, wahrscheinlich wegen Verkennung der partiellen Marsupienbildung, in dieser Hinsicht finden, zu klären. Hier handelte es sich nur um das Prinzip des Hüllbildung.

Prasanthus suecicus steht *Gymnomitrium* so nahe, daß es früher zu *Gymnomitrium* (*Cesia*) gezählt wurde (GOTTSCHKE, LINDBERG). *Marsupella* und *Alicularia* waren bei GRAY und CARRINGTON in der Gattung *Nardius* (bzw. *Nardia*) vereinigt, und *Eucalyx* verbindet, wie auch MÜLLER angibt, gewissermaßen die Typen von *Haplozia* und *Alicularia* ²⁾. Als ein verbindendes Merkmal für alle diese Formen, auf das bis jetzt noch nicht geachtet wurde, möchte ich auch die Archegonform und die Art der Archegonöffnung nennen, Merkmale, die auch für die Beurteilung des Wertes systematischer Gruppen verwertbar zu sein scheinen. Bei dieser ganzen Gruppe sind die Archegonien kurz, plump und kurz befußt und bilden eine wenig ausgeprägte Öffnungskappe. Es sei dies nur ein vorläufiger Hinweis, um die Aufmerksamkeit der Hepatikologen auf diese Merkmale zu lenken, deren systematische Verwertbarkeit freilich sehr näherer Prüfung bedarf.

So sicher es also ist, daß wir hier eine zusammengehörige Gruppe vor uns haben, so sicher erscheint es mir auch, daß einmal die ganze Reihe deutlich abgeleitet ist, also nicht am Anfang der akrogynen Jungermaniaceen stehen dürfte, sodann, daß innerhalb dieser Reihe die Formen um *Gymnomitrium* am stärksten reduziert sind. Für die abgeleitete Natur der ganzen Reihe spricht am deutlichsten die Reduktion der Unterblätter. Sie fehlen zwar offenbar nirgends ganz, wie angegeben wird, sind aber stark rückgebildet. Für *Gymnomitrium alpinum* hat GOEBEL (Org. II, S. 722) die als Aus-

¹⁾ Daß die Vermutung einer ungenügenden Beobachtung der jungen Anlagen auch hier begründet ist, beweisen die Ausführungen SCHIFFNER's über *Synoecie* (45, S. 167), sowie die oben zitierten LINDBERG's (32, S. 93). Erwähnt sei noch, daß die Darstellung des Sporophyten bei SCHIFFNER insofern falsch ist, als er überall den Fuß abgerissen hat und nur die Kapsel mit Stiel darstellt.

²⁾ LINDBERG's Gattung *Nardia* umfaßt *Alicularia* und *Eucalyx* sowie *Haplozia crenulata*. (Die historisch-systematischen Angaben zumeist nach MÜLLER.)

sprossungen des ventralen Segmentes zu verstehenden Papillen in der Nähe des Sproßscheitels erkannt und die Berechtigung, diese Erscheinung nicht als primitiv, sondern als reduziert zu betrachten, dargelegt. Ebenso konnte ich diese ventralen Papillen an Sproßscheiteln von *Gymnomitrium concinnatum*, *Marsupella emarginata* und *Haplozia atrovirens* nachweisen, und man dürfte wohl in der Annahme nicht fehlgehen, daß sie auch bei den anderen Gattungen dieser Reihe, wo Amphigastrien als fehlend angegeben werden, nachzuweisen sind. Auf das Auftreten von Unterblättern in der Hüllblattregion bei *Gymnomitrium* habe ich schon hingewiesen (S. 130). Aber auch an rein vegetativen Sprossen können bei *Gymnomitrium concinnatum* wirkliche Amphigastrien, d. h. mehrere Zellen breite Blattflächen auftreten. Ich habe dies öfters beobachtet an noch jungen Innovationssprossen, die unterhalb der Spitze eines archegontragen Sprosses entstanden sind (Fig. 200). Vielleicht ist diese Erscheinung bei allen jungen Sprossen zu finden und würde damit zusammenhängen, daß diese noch ein ursprünglicheres Verhalten zeigen. Es wären also besonders Keimpflanzen zu untersuchen.

Nicht bei allen Gattungen der Reihe sind die Unterblätter gleich weit reduziert. Am besten entwickelt sind sie bei *Alicularia*, wo auch am sterilen Sproß kleine, lanzettliche Unterblätter gebildet werden, die sich in der Hüllblattregion der weiblichen Sprosse bedeutend vergrößern. Auch bei *Prasanthus* sind am sterilen Sproß gelegentlich kleine Unterblätter zu finden, wenigstens an den unteren Teilen der Sprosse, während sie gegen die Spitze an schon weiter entwickelten Sprossen verschwinden. Also auch hier die bei *Gymnomitrium* angedeutete Beziehung! Bei den übrigen genannten Gattungen fehlen wirkliche Unterblätter am sterilen Stengel; bei *Gymnomitrium* treten sie noch in der weiblichen Hüllblattregion auf, bei *Haplozia* nur selten (z. B. bei *Haplozia caespititia*) und fehlen bei *Eucalyx* ganz. Betrachten wir dagegen die Reduktion des Perianths und die Rückbildung der Marsupien innerhalb dieser Reihe, so finden wir bei *Haplozia* ein wohlentwickeltes Perianth ohne Marsupium,

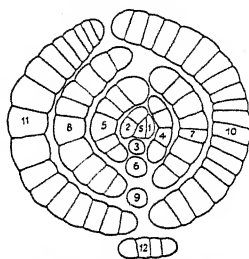


Fig. 200. *Gymnomitrium concinnatum*. Querschnitt durch die Spitze eines Innovationssprosses, der unterhalb der archegontragen Spitze eines Stämmchens entspringt. S = Scheitelzelle, 1, 4, 7, 10, sowie 2, 5, 8, 11 sind seitliche Segmente bzw. Seitenblätter, 3, 6, 9, 12 Auswüchse der ventralen Segmente. Segment 12 hat ein schmales Unterblatt gebildet, die übrigen ventralen Segmente nur Papillen. (Mikrotomschnitt.)

also ein zweifellos ursprüngliches Verhalten. Schon bei manchen Arten dieser Gattung, wie *Haplozia sphaerocarpa* var. *nana*, *Haplozia Levieri* und *H. crenulata* (die von manchen Autoren auch zu *Eucalyx* gestellt wird) beginnt aber ein ringförmiges Emporwachsen des Stämmchens mit Perianth und Hüllblättern, das aber erst bei *Eucalyx* zu einer ausgeprägten Marsupienbildung führt¹⁾. Bei *Eucalyx* ist aber das Perianth noch gut entwickelt (daher der Name). Bei *Alicularia* nun erleidet das Perianth eine Reduktion; es bleibt klein und in den Hüllblättern versteckt und bildet nur an der Spitze des Marsupiums den Abschluß der vom Marsupium gebildeten Hülle. Bei *Marsupella*, das sich sonst ähnlich verhält, ist das Perianth noch weniger entwickelt und, wie wir gesehen haben, nicht selten gar nicht mehr vollständig ausgebildet. Noch mehr reduziert und nur auf Teilstücke des Segmentumlaufes beschränkt ist das Perianth bei *Gymnomitrium* und *Prasanthus*, wo auch die Marsupienbildung bereits wieder rückgebildet erscheint und nur mehr eine „partielle“ ist²⁾.

Die Tatsache, daß die weitere Reduktion der Unterblätter und die Entwicklungsrichtung in der Rückbildung des Perianths und der Ausbildung und darauffolgenden Rückbildung (bei *Gymnomitrium*) des Marsupiums nicht parallel gehen, zeigt uns, daß wir es nicht mit einer einfachen Entwicklungsrichtung, etwa von *Haplozia* über *Eucalyx*—*Alicularia*—*Marsupella* zu *Gymnomitrium* und *Prasanthus* zu tun haben, sondern, daß die heutigen Formen Endpunkte verschiedener Reduktionsreihen darstellen, die auf einen heute nicht realisierten Typus mit Unterblättern, mit Perianth und ohne Marsupium zurückgehen. Eine Anordnung der Gattungen müßte aber der hoffentlich nun bewiesenen Tatsache der Reduktionen dadurch Rechnung zu tragen suchen, daß sie die in der Gesamtorganisation höher stehenden Formen, wie *Haplozia* an den Anfang, die in mehr Merkmalen reduzierten, wie *Gymnomitrium* aber an den Schluß der Reihe stellt.

Mastigophora.

Im Anschluß an diese Gruppe soll eine Form besprochen werden, die in regelmäßiger Weise dieselben Wachstumserscheinungen in der Hüllbildung zeigt, die wir bei *Gymnomitrium* ange-

¹⁾ Auch die *Haplozia* nahestehende Art *Jamesoniella autumnalis* scheint, ähnlich wie die angeführten *Haplozia*-Arten, ein kurzes Marsupium zu besitzen (MÜLLER gibt an: „Hüllblätter am Grunde mit dem Perianth ein kurzes Stück verwachsen“). — Die Angaben über die genannten *Haplozia*-Arten meist nach MÜLLER.

²⁾ Der Name *Marsupella* wurde nach der geldbeutelartigen Gestalt des Perianths gebildet; er hat also nichts zu tun mit der Bildung eines Marsupiums (nach MÜLLER).

troffen und als partielle Marsupienbildung bezeichnet haben. Es ist dies *Mastigophora diclados*.

Die Blätter sind etwas gekielt und das Perianth dementsprechend hypogonanthdreikantig. Schneidet man ein ziemlich fertiges Perianth mit Embryo und Hüllblättern quer, so bekommt man ein Bild, wie es in Fig. 201 dargestellt ist. Die Hüllblätter sind an ihren Rändern mit dem Perianth bis zu einer gewissen Höhe verbunden. Sie sind hier längs einer Linie befestigt, die der Stelle entspricht, wo die Segmentgrenzen zur Perianthbildung zusammenstoßen. Das jüngste Hüllblatt H_1 ist am höchsten inseriert, und seine Verbindung mit dem Perianth reicht dementsprechend am höchsten. Im Querschnitt in Fig. 201 sind die Verbindungen beider Ränder mit dem Perianth getroffen, von dem tiefer inserierten nächstälteren Hüll-

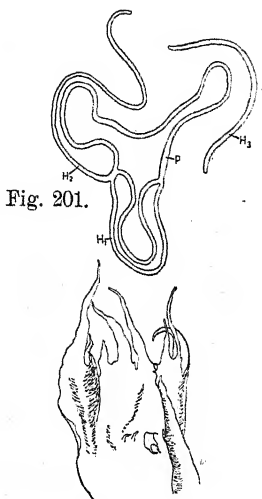


Fig. 201.

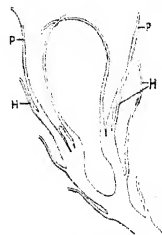


Fig. 202.

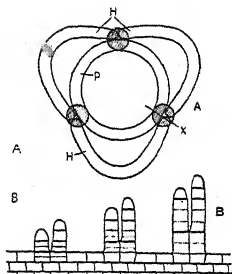


Fig. 203.

Fig. 201. *Mastigophora diclados*. Querschnitt durch ein fertiges Perianth P; H_1 , H_2 und H_3 = Hüllblätter, deren Ränder mit dem Perianth an den Segmentgrenzen bis zu einer gewissen Höhe verbunden sind (auf dem Querschnitt sind die Verbindungen des Hüllblattes H_1 und eine Verbindung des Hüllblattes H_2 mit dem Perianth getroffen; H_3 ist am tiefsten inseriert und erscheint auf dem Querschnitt frei). Weitere Erklärungen im Text.

Fig. 202. *Mastigophora diclados*. Längsschnitt durch die Spitze eines sporogontragenden Stämmchens; das Sporogon ist entfernt, die Kalyptra gesprengt. Das Sporogon ist mit dem Fuß in das verdickte Stämmchen eingedrungen. P = Perianth, H = Hüllblätter. Der Schnitt ist so geführt, daß er links durch eine Segmentgrenze im Perianth geht, wo das Perianth mit dem Hüllblatt ein Stück weit verbunden erscheint. Rechts geht der Schnitt durch die Segmentmitte, und Perianth und Hüllblatt erscheinen dort bis zur Basis frei.

Fig. 203. Schematische Darstellung der Perianth- und Hüllblatteinserion bei *Mastigophora diclados* zur Erklärung des Hochwachsens der Hüllblattränder am Perianth. A In der Aufsicht; P = Perianth, H = Hüllblätter; an den durch Schraffierung angedeuteten Stellen wachsen Perianth und Hüllblattränder gemeinsam aus. B Drei verschiedene Entwicklungsstadien des gemeinsamen Auswachsens von Perianth- und Hüllblatträndern, dargestellt an Längsschnitten in der in A durch x angegebenen Richtung.

Fig. 204. *Mastigophora diclados*. Stück eines fertigen Perianths, das an der Innenseite schuppenförmige Auswüchse (Paraphyllien) trägt.

blatt ist nur eine Randverbindung getroffen, und das dritte Hüllblatt (H_3) erscheint auf dem Querschnitt ganz frei, da seine Randverbindungen nicht bis zur Höhe des Querschnittes reichen.

Führt man einen Längsschnitt durch eine solche Befestigungslinie, so erhält man ein Bild, wie es in Fig. 202 dargestellt ist. Verfolgen wir nun die Vorgänge etwas näher, die zu dieser Art der Befestigung führen!

Die kielförmige Insertion, wie wir sie bei vielen Jungermaniaceen antreffen, hat bekanntlich ihre Ursache in einem verschiedenen Wachstum des Sprosses. Wir würden bei *Mastigophora dicladis* die Stellung der Hüllblätter um das Perianth, die Sproßspitze von oben in der Richtung des Sprosses betrachtet, schematisch so darstellen können, wie es in Fig. 203 A geschehen ist. Die Hüllblätter sind dort schon gekielt. Die Mittelpartien der Hüllblätter sind also an ihrer Insertion von dem Perianth schon weiter entfernt als die Blattränder, die noch nicht von der Spitze abgerückt sind. Wachsen nun Perianth und Hüllblätter an der Basis, wobei sich auch Gewebe beteiligt, das eigentlich der Stämmchenoberfläche an der Insertion von Perianth und Hüllblättern angehört (Fig. 203 B), so bleiben die Ränder der Hüllblätter mit dem hochwachsenden Perianth in Verbindung. Da das Perianth weiter an der Basis wächst, so wachsen die Ränder der Hüllblätter längs der Perianthkanten hoch, und wir bekommen die beschriebene Anheftung der Hüllblätter an den Perianthflächen. Es ist dies also genau dieselbe Erscheinung wie die kongenitale Verwachsung der Ränder zweier Blätter, etwa bei der Perianthbildung. Inzwischen hat auch das Perianth die hypogonanth-dreikantige Gestalt bekommen. Man muß sich natürlich fragen, ob das „Perianth“ diesen Namen überhaupt noch verdient, wenigstens so weit die Hüllblätter daran angeheftet sind. Wir werden weiter unten auf diese theoretischen Überlegungen noch näher einzugehen haben. Das Wichtigste ist aber schließlich, daß man sich über das Zustandekommen dieser Art der Anheftung durch gemeinsames Auswachsen der Ränder der Hüllblätter mit dem Perianth im klaren ist. Es ist also derselbe Vorgang wie bei *Gymnomitrium*, nur mit einer durch die Kielung der Blätter bedingten Regelmäßigkeit, die bewirkt, daß immer nur die Hüllblattränder an diesem Hochwachsen teilnehmen, während bei *Gymnomitrium* das Hochwachsen einzelner Partien des Stämmchens offenbar mehr von „Zufälligkeiten“ abhängt.

Es sei übrigens noch bemerkt, daß nicht immer die Hüllblätter am Perianth angeheftet sind. Dies wird dann nicht der Fall sein,

wenn die Wachstumszone am Perianth etwas höher liegt. Dagegen sind häufig die Hüllblätter an ihrer Basis seitlich verbunden und bilden so eine äußere Hülle. — Auf das Vorkommen unvollständiger Perianthien wurde Seite 8 hingewiesen.

Erwähnt sei noch, daß ich bei den Archegonien von *Mastigophora diclados* stets sechs (bis sieben) Halszellen im Querschnitt fand, während die Jungermaniaceen bekanntlich in der Regel im Querschnitt nur fünf Halszellen haben.

Im Anschluß an die besprochenen Verbindungen der Hüllblätter mit dem Perianth bei *Mastigophora* will ich noch auf einige Bildungen aufmerksam machen, die ebenfalls in diesem Zusammenhang von Interesse sind. Auf den allmählichen Übergang vom Stämmchen in das Perianth wurde schon verschiedentlich hingewiesen. Auch dabei handelt es sich ja um ein, allerdings nur geringes, ringförmiges Auswachsen des Sprosses an der Perianthinsertion. Besonders auffallend ist dies bei *Harpanthus Flotowianus* (Fig. 112). Ein geringes Hochwachsen einer gemeinsamen Zone an der Insertion von Perianth und Hüllblättern über die eigentliche Sproßoberfläche kann man auch bei verschiedenen Formen mehr zufällig beobachten und daran erkennen, daß ein Hüllblatt an der Perianthbasis schief inseriert erscheint. Die Erklärung wurde schon gegeben. Ich fand dies z. B. bei *Lophozia incisa* und *Chiloscyphus pallescens* (Fig. 5). Nichts anderes liegt zweifellos auch vor bei *Lophocolea cuspidata*, von der MÜLLER (36, I, S. 803) angibt, mitunter sei ein ganzes Blatt an einem Perianthkiel festgewachsen. Jedenfalls zeigen uns diese Erscheinungen, daß bei der Bildung eigentlicher Marsupien durch ringförmiges Auswachsen des Stämmchens nichts prinzipiell Neues vorliegt, sondern nur eine Steigerung eines Verhaltens, das sich auch bei anderen Formen schon angedeutet findet (vgl. auch S. 19—20).

Calypogeia-Typus.

Während die Marsupien vom *Isotachis*-Typ erst durch GOEBEL bei *Isotachis* beachtet und als Wucherungen des Stämmchens erkannt wurden, sind die als dorsiventrale Modifikationen dieses Typs zu betrachtenden Marsupien des *Calypogeia*-Typs schon lange durch ihre eigenartige Gestalt als vom gewöhnlichen Verhalten abweichende Bildungen aufgefallen und untersucht worden. GOTTSCHKE verdanken wir in seiner Arbeit über die „Fruktifikation der Jungermaniaceae geocalyceae“ (15) die erste eingehende Untersuchung des Gegen-

standes, die freilich damals die Entstehung der Marsupien noch nicht völlig aufklären konnte.

Der bedauerlichste Irrtum GOTTSCHÉ's war die Annahme eines Eindringens der Kalyptra mit dem Embryo in einen ursprünglich massiven Gewebekörper, wobei dann der untere Teil der Kalyptra mit dem „Perigynium“ (gemeint ist der Fruchtsack) verwachsen sein sollte („calyptra apice libera, per $\frac{3}{4}$ cum perigynio connata“). Es ist das derselbe Irrtum, auf den ich schon bei der *Coelocaulie* (S. 110) und dem *Isotachis*-Typ der Marsupien (S. 116) hingewiesen habe. Der prinzipielle Unterschied zwischen dem *Thylimanthus*-Typ und dem *Calypogeia*-Typ wurde also nicht erkannt. Man meinte nur, bei jenem sei die ganze Kalyptra, bei diesem nur ein Teil mit dem vom Embryo ausgehöhlten Fruchtsack verwachsen.

Bis in die jüngste Zeit wurde dieser Irrtum von den Hepatikologen nachgeschrieben. So schreibt z. B. MACVICAR (35, S. 305) von *Calypogeia*: „Calyptra adnate with the perigynium for three quarters of its length“. SCHIFFNER (42, S. 100) behauptet von *Calypogeia*, die Kalyptra sei „bis fast zur Spitze mit dem Fruchtsack verwachsen“, während bei *Gongylanthus* (S. 81) die „Calyptra vollkommen frei“ sein soll (was im Gegensatz steht zu GOTTSCHÉ, nach dem auch bei *Gongylanthus* die Kalyptra bis $\frac{3}{4}$ mit dem Fruchtsack verwachsen ist). Es wundert uns deshalb nicht, daß SCHIFFNER auch von *Tylimanthus* angibt, die Kalyptra sei bis fast zur Spitze mit dem Fruchtsack verwachsen (S. 87). Wie wir Seite 99 ausgeführt haben, ist hier aber nur der Embryo in einen vorher massiven Gewebekörper eingedrungen.

Es soll übrigens bemerkt werden, daß schon EKSTRAND 1880 in seiner wenig bekanntgewordenen Arbeit „Om blommorna hos Skandinavians bladiga Levermosor“ (6) Zweifel hegte an der Verwachsung der Kalyptra mit dem Fruchtsack. Er schreibt (S. 34) nach der Besprechung der Fruchtsäcke von *Geocalyx* und *Calypogeia* (in Übersetzung): „Wir haben hier, in Übereinstimmung mit der gewöhnlichsten Auffassung, die Haube als zum größten Teil ihrer Länge mit dem Fruchtsack verwachsen geschildert. Möglicherweise dürfte aber auch hier, wie vielleicht bei *Harpanthus*, die Haube nur aus der zellulären Hülle des Pistills gebildet und somit unentwickelt geblieben sein. In diesem Fall wäre sie frei, d. h. nur an der Basis mit dem Fruchtsack vereinigt.“

Vielleicht hat schon GOTTSCHÉ auch einen ähnlichen Gedanken gehabt, den er nur nicht konsequent durchführte, wenigstens deuten seine Ausführungen auf Seite 449–450 der zitierten Arbeit darauf hin.

Von den späteren Autoren wurde noch manches Unrichtige hinzugefügt. So behauptet SCHIFFNER (42, S. 70), es entstehe am unteren Teil des Fruchtsackes ein blattbildender Vegetationspunkt, was aber mit den Tatsachen nicht übereinstimmt (vgl. DOUIN und ELLWEIN).

Eingehend untersucht wurde die Entwicklungsgeschichte des Marsupiums von *Calypogeia* durch DOUIN und ELLWEIN, und besonders die Untersuchungen des letzteren erlauben mir, mich bei der Behandlung dieses Fruchtsacktyps kürzer zu fassen. Auf die mancherlei Ungenauigkeiten und Unrichtigkeiten, die DOUIN angibt, brauche ich hier nicht einzugehen; ELLWEIN hat einen Teil davon kritisiert. Die Figuren DOUIN's geben kein zuverlässiges Bild über die dargestellten Entwicklungsstadien. Genaue Darstellungen der einzelnen

Entwicklungsstadien des *Calypogeia*-Marsupiums verdanken wir ELLWEIN, und meine Untersuchungen an *Geocalyx graveolens*, über die ich im folgenden berichte, zeigen eine ganz entsprechende Entwicklung des Fruchtsackes. Ich habe diese Art eingehender untersucht, weil sie bis jetzt noch nicht Gegenstand einer genaueren Untersuchung gewesen ist.

Die Archegonien entstehen an der Spitze eines stark verkürzten Ventralssprosses, der nur wenige Blättchen gebildet hat. Dieser Ventral sproß wächst schon frühzeitig etwas nach der Seite und nimmt eine der Horizontalen genäherte Lage ein, so daß auch die Archegonien seitlich gerichtet sind (Fig. 205).

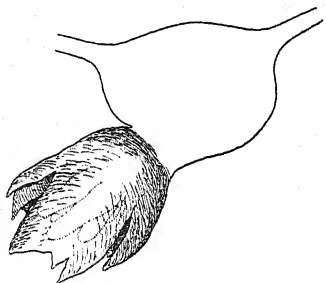


Fig. 205.

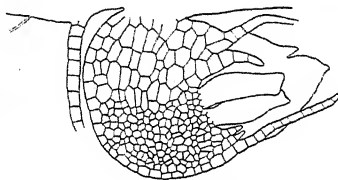


Fig. 206.



Fig. 207.

Fig. 205. *Geocalyx graveolens*. Junger weiblicher Ast mit jungen Archegonien; der Hauptast ist quer getroffen.

Fig. 206. *Geocalyx graveolens*. Weiblicher Ast mit befruchtungsfähigen Archegonien, Längsschnitt. Die Zellen an den älteren Partien des Astes sind schon gestreckt, durch Teilung und Streckung der jüngeren Zellen an der Ventralseite des Sprosses richtet sich die Sproßspitze auf (der Hauptast ist längs getroffen).

Fig. 207. *Geocalyx graveolens*. Hüllblättchen an befruchtungsfähigen Archegonien.

Nun finden an der ventralen Seite des Sprosses reiche Zellteilungen statt, die, zusammen mit anschließender Zellstreckung, eine Umbiegung der Sproßspitze mit den Archegonien bewirken (Fig. 206), so daß schließlich die Archegonien auf einem horizontalen Stämmchen nach oben gerichtet erscheinen (Fig. 208). In diesem Stadium sind schon alle Zellen im Dauerzustand; nur unterhalb der Archegonien ist ein Herd embryonalen Gewebes erhalten geblieben. Die nicht mehr teilungsfähigen Zellen haben sich in der Hauptsache in der Richtung des Stämmchens gestreckt. Durch Streckung der Zellen an der Dorsalseite des Stämmchens nach oben ist ein Ansatz eines Marsupiums vom *Isotachis*-Typ angedeutet. Das embryonale Gewebe unter den Archegonien produziert Zellen, die an einer ringförmigen Zone in das Streckungswachstum in Richtung der Schwerkraft übergehen und so die Bildung des Sackes bedingen. Die

Streckung dieser Zellen erfolgt deshalb ungefähr senkrecht zur Richtung der Zellen am Ansatz des Fruchttastes, eine Erscheinung, auf die schon ELLWEIN für *Calypogeia* hingewiesen hat (l. c., S. 77). Der Herd embryonaler Zellen unter den Archegonien bzw. dem Embryo bleibt auch weiter erhalten und liefert rings immer wieder die Zellen, die durch ihre Streckung die Vertiefung des Sackes bedingen (Fig. 209). Dieser embryonale Zellkomplex bildet aber schließlich auch die massive Spitze des Sackes, in die der Embryo eindringt (Fig. 210)¹.

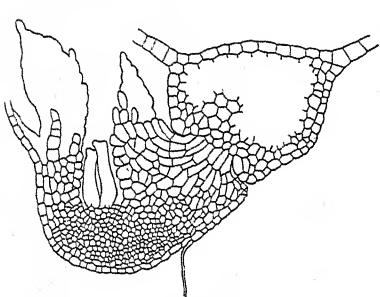


Fig. 208.

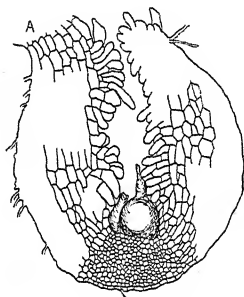


Fig. 209.

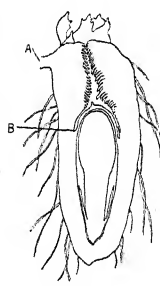


Fig. 210.

Fig. 208. *Geocalyx graveolens*. Weiblicher Ast mit befruchtungsfähigen Archegonien, Längsschnitt. (Etwas älteres Stadium als das in Fig. 206 dargestellte.) Die Archegonien sind schon nach oben gerichtet. Beginn der eigentlichen Marsupienbildung (der Hauptast ist quer getroffen).

Fig. 209. *Geocalyx graveolens*. Längsschnitt durch einen jungen Fruchtsack mit jungem Embryo; unter dem Embryo ist embryonales Gewebe erhalten; durch Bildung neuer Zellen an dieser Stelle und Streckung rings um diesen Zellteilungsherd wird der Fruchtsack weiter vertieft. Außerdem Bildung eines massiven Gewebekomplexes, in den sich der Embryo später einbohrt. Bei A Anheftungsstelle am Hauptast.

Fig. 210. *Geocalyx graveolens*. Ziemlich fertig entwickelter Fruchtsack mit Sporogon. Bei A = Anheftungsstelle des Fruchttastes am Hauptast, bei B = Anheftungsstelle der Kalyptra. Das Gewebe unterhalb B war ursprünglich massiv und wurde durch den eindringenden Embryo ausgehöhlt. (Aus MÜLLER nach GOTTSCHKE, abgeändert.)

Es muß nun noch versucht werden, die Wachstumsvorgänge bei der Bildung dieser Marsupien zu analysieren. Es ist dies seither noch nicht gelungen, wahrscheinlich deshalb nicht, weil das Verständnis durch die Häufung verschiedener Wachstumsvorgänge am weiblichen Geschlechtssproß erschwert wird. An Hand einiger Schemata versuche ich diese Wachstumsvorgänge zu isolieren und in ihrer Bedeutung für die Marsupienbildung klarzulegen.

¹) GOTTSCHKE fand am Fuß des Sporogons von *Geocalyx graveolens* keinen bedeutenden Haustorialkragen (17, Nr. 451). Diese Angabe hat auch MÜLLER übernommen (36, I, S. 843). Tatsächlich ist aber ein wohlentwickelter, hoher Haustorialkragen ausgebildet, der den Sporogonstiel umgibt. Hierin liegt also kein Gattungsmerkmal gegenüber *Saccogyna*, wie MÜLLER meint (l. c.).

Die Vorbedingung für die Bildung eines Marsupiums vom *Calypogeia*-Typ ist die Umkehrung der Richtung der Sproßachse um 180° , eine Tatsache, auf die bisher merkwürdigerweise noch nicht hingewiesen worden ist¹⁾. Daß diese Umkehrung nicht ohne weiteres in Erscheinung tritt, liegt daran, daß sie nicht unmittelbar an der Spitze des Sprosses stattfindet, sondern interkalar an älteren Teilen des archegontragenden Sprosses. Außerdem ist der archegontragende Sproß so stark verkürzt und durch die Umbildung in das Marsupium so bedeutend verändert, daß die Lage seiner Achse im entwickelten Zustand nicht mehr ohne weiteres zu erkennen ist. In Fig. 211 sind schematische Längsschnitte durch den weiblichen Geschlechtssproß dargestellt, die den Vorgang der Umkehrung der Richtung der Sproßachse darstellen sollen (gegenüber den wirklichen Verhältnissen stark in die Länge gezogen, um die einzelnen Teile auseinanderzuhalten). DOUTIN hat angegeben, die Archegonien würden bei *Calypogeia* ihre Richtung um 180° drehen. ELLWEIN hat aber schon darauf hingewiesen, und aus meinen Fig. 205—209 geht dies ebenfalls hervor, daß davon keine Rede ist, da der ventrale Ast schon früh sich horizontal legt. Die Umkehrung der Richtung der Sproßachse muß aber trotzdem stattfinden, geschieht aber eben in der in Fig. 211 dargestellten Weise — interkalar ohne Beeinflussung der Richtung der Sproßspitze mit den Archegonien. Der abwärts gerichtete Teil der Sproßachse wird dabei gleich in das Marsupium einbezogen, indem das die Umbiegung des Sprosses von der horizontalen in die lotrecht nach abwärts gerichtete Lage bewerkstelligende Sproßstück sich zwischen Hüllblättchen und Archegonien einschiebt. Bei *Gongylanthus ericetorum*, wo ein horizontal wachsender Hauptsproß das Marsupium vom *Calypogeia*-Typ bildet, sind die Verhältnisse ohne Zweifel genau dieselben²⁾.

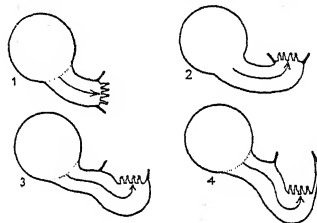


Fig. 211. Schematische Darstellung der Änderung der Richtung der Sproßachse bei der Bildung eines Marsupiums vom *Calypogeia*-Typ (*Geocalyx*). Die Sproßachse ist durch eine Linie mit Pfeil angedeutet. 1 entspricht Fig. 205, 2 Fig. 206, 3 Fig. 208 und 4 Fig. 209.

¹⁾ Unter „Sproßachse“ verstehe ich hier und im folgenden die gedachte Linie, die von der Scheitelzelle aus oder, wo diese aufgebraucht ist, von den zuletzt aus ihr entstandenen Zellen aus durch die Mitte des Stämmchens verläuft.

²⁾ GOTTSCHKE (16) hatte eine falsche Vorstellung von der Entstehung des Fruchtsackes von *Gongylanthus*, da er glaubte, die Archegonien stünden auf der Dorsal-seite des Astes, dessen Spitze weiter wächst (siehe Taf. VI, Fig. 14 der genannten

Ich halte die Bildung dieser Marsupien für interessant und wichtig genug, um nach Darstellung der wirklichen Verhältnisse die Prinzipien der Marsupienbildung beim *Calypogeia*-Typus mit Hilfe einiger grober Schematisierungen nochmals darzustellen. Ich sehe dabei von allen unwesentlichen Begleiterscheinungen ab, insbesondere auch davon, daß die Umkehrung der Sproßrichtung erst interkalar erfolgt. In der folgenden Darstellung und in Fig. 212 wird also die Umkehrung der Achsenrichtung an der Sproßspitze angenommen.

An der Ventralseite eines Hauptsprosses entsteht, scheinbar in der Achsel eines Amphigastriums, ein kurzer Geschlechtssproß, an dessen Spitze die von kleinen Hüllblättchen umgebenen Archegonien stehen (Fig. 212; 1). Dieser archegontragende Sproß wächst nun

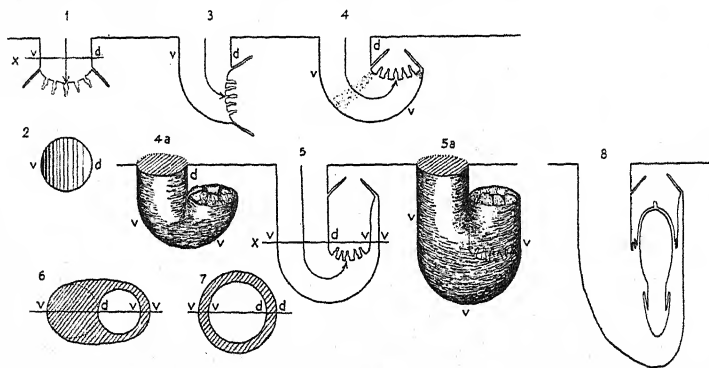


Fig. 212. Schema der Entwicklung eines Marsupiums vom *Calypogeia*-Typ. v = ventral, d = dorsal. Durch eine Linie mit Pfeil ist in den Längsschnitten die Lage der Sproßachse angegeben. Übrige Erklärungen im Text.

ungleichmäßig: Die ventrale Seite ist gegenüber der dorsalen gefördert. In Fig. 212, 2 ist die Stärke des Wachstums durch die Dichte der Schraffierung auf einem Querschnitt angedeutet, der bei x (in Fig. 212, 1) durch das Stämmchen geführt gedacht ist. In der Mitte und an den Seiten des Stämmchens ist das Wachstum natürlich mittelstark. Infolge dieses einseitigen Wachstums biegt sich die Spitze des Stämmchens auf, wie es in den Fig. 212, 3 und 4 dargestellt ist. Auch bei *Prasanthus* und *Thylimanthus* biegt sich die Spitze des Sprosses ja bis zu dem in Fig. 212, 3 dargestellten Stadium, also um 90° auf. Zur Bildung eines Marsupiums vom *Calypogeia*-Typ genügt dies aber nicht. Dazu muß sich die Sproßarbeit). MÜLLER (36, I, S. 505) hat diese falsche Darstellung übernommen. Offenbar ist GOTTSCHKE durch einen unterhalb der Archegoniengruppe entstehenden Innovationssproß getäuscht worden. Vgl. hierzu auch LEITGEB (27).

spitze um 180° in ihrer Richtung umbiegen (Fig. 212, 4). Um die körperliche Vorstellung zu erleichtern, ist dieses Stadium in Fig. 212, 4a körperlich dargestellt. Nachdem nun die Umkehrung der Richtung des Sproßgipfels um 180° erfolgt ist, findet das Wachstum in einer ringförmigen Zone statt, die, genau wie bei *Isotachis*, sich zwischen Hüllblätter und Archegonien einschiebt (punktiert in Fig. 212, 4). Durch dieses ringförmige Wachstum rücken Hüllblätter und Archegonien auseinander, jene bleiben am oberen Rand der entstehenden Hülle, diese (bzw. der Embryo) rücken mit dem Wachstum der Hülle an den Grund des so entstehenden Sackes (Fig. 212, 5 u. 5a). Ein Querschnitt durch das Stadium 5 bei x würde einen Gewebering zeigen, wie ihn Fig. 212, 6 wiedergibt.

Bei allen diesen Formen bohrt sich, wie bei allen Jungermaniaceen, der Fuß des Sporophyten ein Stück weit in ein massives Gewebe ein. Bei allen Fruchtsäcken vom *Calypogeia*-Typ ist deshalb auch bis zu einem gewissen Grade der *Thylimanthus*-Typ verwirklicht (Fig. 212, 8). In unserer Fig. 209 von *Geocalyx* ist diese massive Ausbeulung an dem unteren Teil des Fruchtsackes, in die sich der Embryo einbohren wird, schon angelegt; in Fig. 210 ist dieser Gewebekomplex bereits mächtig entwickelt. Auch aus GORTSCHE'S Figur von *Calypogeia Trichomanes* (15, Taf. XXXI, Fig. 15) geht dies deutlich hervor. Diese Formen unterscheiden sich in der Ausbildung des Fruchtsackes nur graduell von *Thylimanthus saccatus*, dessen Fruchtsack im überwiegenden Teil ja eine massive Ausbeulung darstellt, wo aber doch auch durch eine ringförmige Wachstumszone die Archegonien ein wenig versenkt sind (vgl. Fig. 96 bei GOEBEL, 10, und Org. II, Fig. 911). Die mächtige Ausbildung der massiven Ausbeulung bei *Thylimanthus* ermöglicht die völlige „Coelocaulie“, d. h. das vollständige Eindringen des Sporophyten in dieses Gewebepolster.

Auch beim *Isotachis*-Typ wurden die Marsupien durch eine ringförmige Umwallung der Archegonien gebildet, und wir wollen beide Typen kurz miteinander vergleichen. Der wichtigste Unterschied scheint mir der zu sein, daß bei *Calypogeia* die Achse des Stämmchens mit in das Marsupium einbezogen wird, während dies bei *Isotachis* nicht der Fall ist. Zwei Begleiterscheinungen sind die Folge dieser Erscheinung: Die Verlagerung der Archegonien bei *Calypogeia* während der Bildung des Marsupiums und die ganz anderen Symmetrieverhältnisse des *Calypogeia*-Marsupiums gegenüber dem von *Isotachis*. Bei *Isotachis* hatte das Marsupium, entsprechend dem eigentlichem Stämmchen, eine Dorsalseite und eine Ventralseite (Fig. 212, 7). Bei *Calypogeia* dagegen ist die ganze Außenseite des

Marsupiums als Ventralseite zu betrachten, und nur das Innere des Marsupiums hat eine dorsale und eine ventrale Seite (Fig. 212, 6). Wie man sich die Ableitung dieser Symmetrieverhältnisse durch Einbeziehung des Stämmchens in das Marsupium von den ursprünglicheren bei *Isotachis* vorstellen kann, soll durch die schematischen Längs- und Querschnitte der Fig. 213 anschaulich gemacht werden.

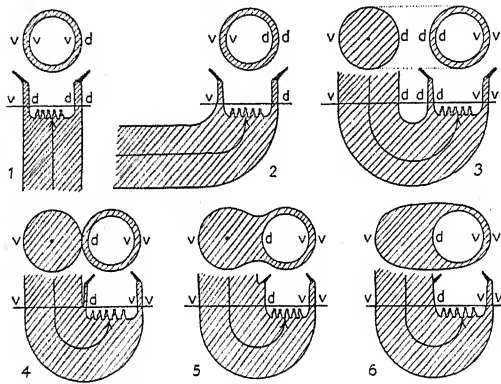


Fig. 213. Schemata zur Darstellung der Ableitung eines Marsupiums vom *Calypogeia*-Typ von einem solchen des *Isotachis*-Typ, in Längs- und Querschnitten (in den Längsschnitten ist durch eine Gerade jeweils die Lage des Querschnittes angegeben); v = ventrale, d = dorsale Seite.

- 1: Marsupium vom *Isotachis*-Typ an aufrecht wachsendem Stämmchen (Beispiel: *Alicularia compressa*).
- 2: Marsupium vom *Isotachis*-Typ an horizontal wachsenden Stämmchen mit aufgerichteter Sproßspitze (Beispiel: *Alicularia geoscypha*).
- 3: Hypothetischer, nicht realisierter Fall eines Marsupiums vom *Isotachis*-Typ an abwärts wachsenden Stämmchen.
- 4: Übergang vom *Isotachis*-Typ zum *Calypogeia*-Typ (hypothetisch).
- 5: *Calypogeia*-Typ, mit schwacher Andeutung des *Isotachis*-Typs (bei *Geocalyx graveolens* und *Calypogeia* gelegentlich zu beobachten).
- 6: *Calypogeia*-Typ.

In sämtlichen Längsschnitten ist die Lage der Sproßachse durch eine Linie mit Pfeil angegeben.

Die eine Seite des Marsupiums wird gewissermaßen vom eigentlichen Stämmchen verschluckt. Im übrigen verstehen sich die Figuren mit den Figurenerklärungen von selbst.

Es ist also der *Calypogeia*-Typ eine zu der dorsiventralen Ausbildung der archegonientragenden Sprosse in ähnlicher Beziehung stehende Modifikation des *Isotachis*-Typs, wie der dorsiventrale *Thylimanthus*-Typ eine Modifikation des einfachen Einbohrens des Embryo in ein radiär verdicktes Stämmchen darstellt.

Im Vorliegenden habe ich die Ergebnisse meiner Unter-

suchungen über das Wachstum des fertilen Stämmchens nach der Befruchtung dargelegt und versucht, auch unter Verwertung der Untersuchungen früherer Forscher, besonders GOEBEL's, eine Gesamtdarstellung der verschiedenen hier vorliegenden wesentlichen Wachstumsercheinungen zu geben. Um die Darstellung nicht zu sehr zu zerreißen, habe ich mich bei Einflechtung der Literaturangaben auf das Allernotwendigste beschränkt, was um so mehr gerechtfertigt erschien,

als heute noch in der Literatur eine große Verwirrung in diesen Fragen herrscht. Doch habe ich diejenigen Angaben, soweit sie mir bekannt geworden sind, angeführt, von denen ich glaubte, daß sie für unsere heutigen Erkenntnisse befruchtend gewirkt haben. Aus der zahlreichen systematischen Literatur ist deshalb wenig zu entnehmen, weil diese meist nur die rein floristisch-systematischen Bedürfnisse berücksichtigte, zur Klärung der morphologischen Bedeutung der einzelnen Organe aber wenig beitrug.

Die entwicklungsgeschichtliche Untersuchung hat gezeigt, daß in keinem der untersuchten Fälle eine wirkliche Verwachsung vorliegt¹⁾. Es bleibt uns noch die Aufgabe zu prüfen, ob in den Fällen, wo in der systematischen Literatur von einer „Verwachsung“ gesprochen wird, eine solche Auffassung vom vergleichenden Standpunkt aus im Sinne einer „kongenitalen Verwachsung“ zu rechtfertigen ist (vgl. S. 10 und 116—117). Freilich geht aus zahlreichen Angaben deutlich hervor, daß man tatsächlich eine wirkliche, nachträgliche Verwachsung der Organe angenommen hat.

Eine „kongenitale Verwachsung“ liegt zweifellos bei der Perianthbildung vor. Hier sind Organe, die sonst frei, selbständig sind, miteinander vereinigt. Die Teile der Segmente, die sonst einzeln zur Blattbildung auswachsen, wachsen hier rings gemeinsam aus. Es ist also dies ein entsprechender Vorgang wie der bei der Bildung einer sympetalen Blumenkrone. Auch in den Fällen, wo, wie bei *Mastigophora* und *Gymnomitrium*, die Hüllblätter längs am Perianth angeheftet erscheinen, wird man diese Erscheinung als kongenitale Verwachsung bezeichnen können. Denn auch in diesen Fällen wachsen dort, wo die Blattanlagen dem Stämmchen aufsitzen, oberflächliche Teile des Stämmchens mit den Blattanlagen an einzelnen Stellen aus. Es ist nur das interkalare Wachstum etwas tiefer gerückt und veranlaßt so ein gemeinsames Auswachsen der Blattbasen. Nur graduell verschieden ist hiervon die Bildung eines wirklichen Marsupiums vom *Isotachis*-Typ, etwa desjenigen von *Marsupella* oder *Alicularia*. Das Wachstum greift hier auf weiter innen gelegene Partien des Stämmchens über und bewirkt ein ringförmiges Hochwachsen auch dieser Stämmchenpartien. Der Unterschied der Wachstumsverteilung ist in den Schemata der Fig. 214 dargestellt. Die geringe Ausdehnung des Wachstums nach der Tiefe des Stämmchens, das Beschränktsein des Auswachsens auf die oberflächlichsten Zellen macht allein die partielle Marsupienbildung bei *Gymnomitrium* und

¹⁾ Beispiele für wirkliche Verwachsungen sind im Pflanzenreich selten. Immerhin findet sie sich bei verschiedenen embryonalen Geweben. Näheres bei GOEBEL, Org. I, S. 463, REICHE, 41, S. 435, RACIBORSKI, 40, S. 151.

Mastigophora verständlich: Nur eine geringe Änderung in der Höhe der Wachstumszone an anderen Stellen der Perianthinsersion bewirkt dort ein freies Auswachsen der Blätter (vgl. auch die Schemata der Fig. 203). Bei einer Ausdehnung des vermehrten Wachstums auf tiefer gelegene Partien des Stämmchens, aus denen die einzelstehenden Blätter nicht hervorgehen, entfällt meiner Ansicht nach auch die Berechtigung, von einer kongenitalen Verwachsung zu sprechen. In diesem Falle ist es eben tatsächlich das Stämmchen, das ausgewachsen ist und die Blätter mit hochgetragen hat.

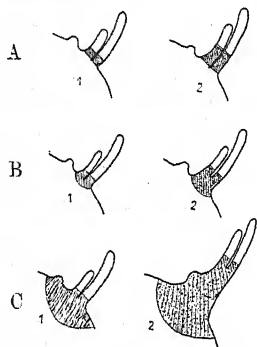


Fig. 214. Schemata zur Darstellung der Verlagerung des ringförmigen Auswachsens an der Spitze archegonientragender Sprosse in tiefere Gewebeteile des Stämmchens. A: Perianth und Hüllblätter wachsen an ihrer Basis getrennt aus. B: Es beteiligen sich auch Zellen der Stämmchenoberfläche an diesem Wachstum (kongenitale Verwachsung). C: Tiefer gelegene Partien des Stämmchens werden in dieses Wachstum einbezogen: Marsupienbildung vom *Isotachis*-Typ. 1 vor, 2 nach dem Wachstum; die auswachsende (1) bzw. ausgewachsene (2) Zone ist schraffiert.

produkte können eigentlich nur die perianthartige Gestalt und die (hypothetische) Funktion, sowie die Tatsache angeführt werden, daß das ringförmige Auswachsen des Stämmchens zu der Perianthentwicklung häufig in einem derartigen Verhältnis steht, daß das Auswachsen des Perianths durch das Auswachsen der unterhalb des Perianthansatzes befindlichen Zone des Stämmchens ersetzt wird,

Wollte man ein Marsupium als ein Stück des Perianths auffassen, das mit den Hüllblättern kongenital verwachsen ist, also als ein Gebilde von Blattwert, so würde das zu unhaltbaren Vorstellungen führen. Denn wir haben bei *Alicularia* unbefruchtet gebliebene Archegonien beobachtet, die am Marsupium saßen (vgl. S. 122, Fig. 141), bei *Southbya* entsprang ein Innovationssproß aus dem Marsupium (S. 125, Fig. 152), und bei *Eucalyx* fand ich Rhizoiden am Marsupium (vgl. S. 118)¹). Alle diese Erscheinungen machen auch vom vergleichend morphologischen Standpunkt aus eine andere Deutung als die eines ringförmig ausgewachsenen Stämmchens unmöglich, obwohl ich nochmals betonen will, daß ich den Unterschied gegenüber „kongenital verwachsenen“ Blattorganen nur graduell empfinde, ohne beide Begriffe scharf trennen zu wollen. Als Gründe für die Auffassung der Marsupien als kongenitale Verwachsungs-

¹) Hier wäre auch die Entstehung von Innovationssprossen am Marsupium von *Gongylanthus* zu erwähnen (GOTTSCHE, 16, Taf. VI, Fig. 14 u. MÜLLER, 36, I, S. 505).

mit anderen Worten, daß mit der Marsupienbildung häufig eine korrelative Hemmung des Perianths verbunden ist ¹⁾).

Wenn für uns diese Gründe auch nicht stichhaltig genug sind, so geben wir doch zu, daß sich die Auffassung des *Isotachis*-Marsupiums als eines kongenitalen Verwachungsproduktes von Perianth und Hüllblättern verteidigen ließe. Daß der Ausdruck „Verwachsung“ von den Hepatikologen aber auch heute noch nicht nur in diesem vergleichenden Sinne gebraucht wird, sondern daß sich offenbar falsche (oder gar keine) Vorstellungen damit verbinden, geht z. B. daraus hervor, daß MÜLLER (36, I) in seiner Übersicht über die Fruchtsackbildungen zwar darauf hinweist, daß GOEBEL bei *Isotachis* einen neuen Typ der Fruchtsackbildung gefunden hat, daß MÜLLER aber nicht erkennt, daß die von ihm im selben Band bearbeiteten Gattungen *Marsupella*, *Southbya*, *Alicularia* und *Eucalyx* ein Marsupium vom selben Typus bilden ²⁾).

Auch nach dem, was Seite 153—154 über die Ableitung des *Calypogeia*-Typs vom *Isotachis*-Typ gesagt wurde, ist es nicht angängig, den Marsupien vom *Isotachis*-Typ Blattwert zuzusprechen, die vom *Calypogeia*-Typ aber als Achsenwucherungen aufzufassen, wie dies schon seit GOTTSCHKE geschieht.

Daß bei den Erscheinungen der Coelocaulie mit einer „kongenitalen Verwachsung“ nichts anzufangen ist, da es sich nicht um ein gemeinsames Auswachsen, sondern um ein Eindringen des Embryo in ein vorher massives Gewebe handelt, wurde Seite 112 ausgeführt. Angaben, wie „Kalyptra mit dem Stämmchen verwachsen“, sind deshalb durchaus falsch, noch viel mehr natürlich die Angabe „Kalyptra mit dem Perianth verwachsen“.

Kurz sei auch die Frage der funktionellen Bedeutung der verschiedenen Ausbildungsmöglichkeiten des sporogontragenden Astes gestreift. Da hierzu keinerlei experimentelle Untersuchungen vorliegen, kann aber nicht näher darauf eingegangen werden. Doch

¹⁾ Mit Recht hat GOEBEL den Vergleich mit Phanerogamen herangezogen, insbesondere den mit der Bildung perigynen und hypogynen Fruchtknoten (Org. II, S. 865; 10, S. 147). Interessant ist auch, daß die Achsennatur der Wandung des unterständigen Fruchtknotens der Cactaceen, ähnlich wie oben für *Southbya* angeführt wurde, durch Bildung von Seitensprossen und Blättern aus der Fruchtknotenwand klar hervorgeht (Org. III, S. 1628). Zum Vergleich könnte auch die Cupula der Cupuliferen herangezogen werden, die ja bekanntlich von EICHLER als Verwachungsprodukt von Vorblättern, von HOFMEISTER als Achsenwucherung aufgefaßt wurde.

²⁾ STEPHANI hat insofern eine Kritik an der Annahme einer Verwachsung geübt, als er bei Besprechung von *Alicularia* feststellt (55, II, S. 41), daß man „fälschlicherweise“ von einer Verwachsung der Hüllblätter mit dem Perianth spreche. Eine richtige Erklärung gibt er aber nicht.

sind schon so oft Vermutungen darüber ausgesprochen worden, daß es berechtigt erscheint, diese kritisch zu betrachten. Es handelt sich aber nur darum zu prüfen, ob die besonderen Ausbildungsformen des Fruchtestes gegenüber der gewöhnlichen mit Perianth und normaler Kalyptra für die Entwicklung des Embryo einen Vorteil bedeutet.

Zwei Aufgaben sind es, die den Marsupien zugeschrieben werden: Der Ernährung und dem Schutze des Embryo zu dienen (vgl. Org. II, S. 858 ff.). Bei der großen Mannigfaltigkeit in der Ausbildung der weiblichen Äste versteht es sich von selbst, daß die Frage nach der Funktion nicht einheitlich behandelt werden kann. Vielmehr müssen wir auch hier die verschiedenartigen Veränderungen, denen das Stämmchen unterworfen sein kann, auseinanderhalten.

Auf die ernährungsphysiologische Bedeutung des Eindringens des Fusses des Sporophyten in das Stämmchen bei den Jungermanieen wurde Seite 86 hingewiesen. Ob in der Gesamtorganisation der Jungermanieen gegenüber den Jubuleen derartige Unterschiede bestehen, die jenen ein Verbleiben im Archegonbauch, wie wir es für die Jubuleen gesehen haben, unmöglich machen würde, läßt sich natürlich nicht ohne weiteres feststellen. Irgendwelche Anhaltspunkte für die Beantwortung dieser Frage liegen nicht vor. Solange man noch keinen Grund hat zu einer solchen Annahme, erscheint es aber als unbegründet, das Eindringen des Fußes des Sporophyten in das Stämmchen von dem Gesichtspunkt einer „Zweckmäßigkeit“ aus zu betrachten. Man wird sich vielmehr daran gewöhnen müssen, in beiden Ausbildungsformen Möglichkeiten zu erblicken, die beide eine ausreichende Ernährung des Embryo gewährleisten.

Dagegen würde ich es für eine interessante Aufgabe halten zu untersuchen, inwieweit das verschieden starke Eindringen des Embryo in das Stämmchen in Beziehung steht zu Unterschieden in der Oberflächenentwicklung des Saugfußes oder zu Unterschieden in der Differenz zwischen der Saugkraft der Zellen im Fuß des Sporophyten und der im umliegenden Gewebe des Stämmchens.

Auch für die Modifikationen in der Ausbildung des weiblichen Geschlechtsastes der Jungermanieen gelten ähnliche Gesichtspunkte. Wenn der Sporophyt ganz ins Stämmchen eindringt, so wird darin ein besserer Schutz und eine bessere Möglichkeit der Ernährung des Embryo gesehen, ohne daß die Notwendigkeit hierfür für die betreffenden Formen nachgewiesen wäre. Wenn das Stämmchen rings um den Embryo ringförmig nach oben wächst, so kann der Embryo durch eine so gebildete dickwandigere Hülle wahrscheinlich besser z. B. gegen Vertrocknung geschützt sein als durch ein dünnes

Perianth; ob aber der Embryo jemals in die Lage kommt, so stark auszutrocknen, daß ein gewöhnliches Perianth ihm nicht genügend Schutz bieten würde, ist wenig wahrscheinlich. Durch einen in den Boden eindringenden Fruchtsack erscheint wiederum ein besserer Schutz erzielt, dessen Notwendigkeit nicht erwiesen ist. Der massive Gewebekomplex bei *Thylimanthus*, in den der Sporophyt eindringt, soll als Reservestoffbehälter dienen, ebenso die Fruchtsäcke anderer Formen; Formen ohne Fruchtsäcke speichern ihre Reservestoffe aber in dem normal entwickelten (verdickten) Stämmchen und führen sie dem Embryo zu, und es geht auch so.

Ich bin deshalb der Ansicht, daß eine teleologische Deutung der Fruchtsackbildung wenig ersprießlich ist. Für mich sind es innere, in der Gesamtsymmetrie der Pflanze liegende Gründe, die die Verlagerungen des Wachstums, die die Marsupienbildung bedingen, begründen und gleichzeitig korrelativ die Ausbildung anderer Organe, insbesondere des Perianths, hemmen, ohne daß darin zunächst für die Pflanze ein Vorteil liegen müßte. Wenn ein solcher dadurch („zufällig“) entstehen sollte, so ist es möglich, daß er biologisch ausgenützt wird, derart, daß beispielsweise andere Standorte aufgesucht werden können. Ich fasse deshalb zwar nicht sämtliche marsupiferen Lebermoose als einheitliche systematische Gruppe auf — die Verschiedenheit der Ausbildung der Marsupien verbietet dies von selbst —, aber auch nicht als eine rein biologische Gruppe, wie dies seit SPRUCE (52) üblich ist. Dazu liegt meines Erachtens kein Grund vor. Die Marsupienbildung dürfte sich vielmehr zwar mehrfach und in verschiedenen Gruppen vollzogen haben, aber aus Gründen innerer Gestaltungsmöglichkeiten. Immerhin läßt sich zeigen, daß durch manche systematisch begründete Reihen die Bildung von Marsupien desselben Typs zu verfolgen ist, so die des *Isotachis*-Typs in der *Haplozia-Gymnomitrium*-Reihe (vgl. S. 141 ff.), der außer den oben angeführten Gattungen noch eine Anzahl exotischer Formen einzufügen wären. Auch in anderen Gruppen finden sich nahe verwandte marsupifere Formen. Es mag auch darauf hingewiesen sein, daß die Marsupien von *Geocalyx* und von *Calypogeia* (*Kantia*) sowohl in der Entwicklung als auch im fertigen Zustand eine derart frappante Ähnlichkeit zeigen, daß ich tatsächlich die beiden Gattungen für verwandt halte. Auch die Anlage der Geschlechtsäste, die Form der Archegonien und manches andere bestärken mich in dieser Auffassung. *Chiloscyphus*, *Harpanthus*, *Geocalyx* und *Saccogyna* werden, meiner Ansicht nach mit Recht, als verwandte Gattungen betrachtet, die wohl von *Lophocolea* herzuleiten sein dürften, und zu den Epigoniantheae gestellt. *Calypogeia* steht

isoliert bei den Hypogonanthaeae, offenbar nur wegen der Oberschlächtigkeit der Blätter, ein Merkmal, das aber seit langem als verhältnismäßig unwesentlich erkannt ist. Es würde sich lohnen, die hier angeschnittene Frage näher zu verfolgen.

Eine auffallende Erscheinung ist die, daß bei zahlreichen marsupienbildenden und coelocaulen Formen kein Perianth vorhanden ist. Man könnte diese Tatsache von verschiedenen Gesichtspunkten aus betrachten. Daß durch die Feststellung, das Perianth sei nicht mehr notwendig, wenn ein Marsupium gebildet wird oder der Embryo in das Stämmchen eindringt, nichts für das kausale Verständnis des Fehlens des Perianths gewonnen ist, braucht heute wohl nicht mehr besonders betont zu werden, nachdem GOEBEL schon oft auf die Unmöglichkeit der Vermengung einer teleologischen und einer kausalen Betrachtung hingewiesen hat. Da meine Untersuchungen übrigens eine wesentliche Bedeutung der Perianthbildung sehr unwahrscheinlich gemacht haben, wäre von einem solchen Gesichtspunkt aus auch bei nicht marsupienbildenden Formen die Perianthbildung nicht zu verstehen.

Bei einer kausalen Betrachtung der Perianth- und der Marsupienbildung wird man davon auszugehen haben, daß durch die Änderung der Stoffzuführung an fertilen Sprossen die durch die „innere Konstitution“ der betreffenden Art ermöglichte Ausbildung der Hüllorgane bedingt wird. Perianthbildung und Marsupienbildung dürften bis zu einem gewissen Grade in einem korrelativen Verhältnis zueinander stehen, ein Verhältnis, das im einzelnen wohl noch näher erforscht werden könnte. Klar erscheint mir diese Korrelation bei der Bildung eines Marsupiums vom *Isotachis*-Typ, vor allem durch Vergleich der Gattungen *Haplozia*, *Eucalyx*, *Alicularia* und *Marsupella*: Während bei *Haplozia* das Wachstum an der Basis des Perianths stattfindet und zu einer Vergrößerung der jungen Perianthanlage führt, ist diese Wachstumszone bei *Eucalyx*, *Alicularia* und *Marsupella* einfach tiefer verlegt, bei *Eucalyx* teilweise, bei *Alicularia* und *Marsupella* ganz unter die Insertion des Perianths. Bei den drei letztgenannten Gattungen wächst dementsprechend eine Zone des Stämmchens ringförmig aus und trägt das Perianth, das bei *Marsupella* und *Alicularia* auf dieser „Stufe der Kindheit“ (GOTTSCHÉ) stehenbleibt, bei *Eucalyx* ebenfalls noch weiterwächst, hoch¹⁾. Bei anderen Typen sind die Beziehungen zwar nicht so

¹⁾ Die Hüllblätter sind bei diesen Formen noch wohl entwickelt; bei *Isotachis* (wo übrigens das Perianth ganz zu fehlen scheint) sind auch die Hüllblätter stark gehemmt (vgl. GOEBEL, 10, S. 144 u. Org. II, S. 864 ff.).

einfach, dürften aber doch vielfach auch durch die Verlagerung des Hauptwachstums an andere Stellen des Sprosses verstanden werden.

Es soll hier auch noch auf einen Punkt hingewiesen werden, der bei künftigen Untersuchungen über die Reduktion des Perianths zu berücksichtigen wäre. Es wird dabei zu beachten sein, ob bei Fehlen eines Perianths dieses Fehlen dadurch bedingt ist, daß die Tragblätter der Archegonien, d. h. die aus den fertilen Segmenten hervorgegangenen blattartigen Auswüchse, die normalerweise sich zur Bildung des Perianths zusammenschließen, überhaupt nicht entwickelt sind, oder ob diese Blätter zwar wohl entwickelt, aber frei geblieben sind. Es ist selbstverständlich, daß in beiden Fällen die „Reduktion“ des Perianths ganz verschieden zu betrachten ist (vgl. auch S. 9).

In der folgenden Übersicht stelle ich diejenigen Gattungen der europäischen Flora zusammen, die in der Entwicklung der den Sporophyten tragenden Sproßgipfel von dem gewöhnlichen Jungermanieentyp — gleichmäßiges Breiten- und Längenwachstum der Sproßspitze, Eindringen des Fußes des Sporophyten in die Sproßspitze, Kalyptra aus dem Bauchteil des befruchteten Archegoniums gebildet — in irgendeiner Weise abweichen. In der Anordnung folge ich MÜLLER (36).

Gymnomitrium. Perianth fehlt (verkümmert). Partielle Marsupienbildung, dadurch manchmal geschlossene Hülle um das Sporogon entstehend. Stämmchenspitze rings um den Embryo ausgewachsen und befruchtetes Archegon hochgehoben, also Sproßkalyptra.

Marsupella. Perianth vorhanden, klein, bei manchen Arten gelegentlich verkümmert. Marsupium nach dem *Isotachis*-Typ.

Prasanthus. Perianth fehlt (verkümmert). Partielle Marsupienbildung wie bei *Gymnomitrium*. Stengelkalyptra ebenso wie dort. Ventrale Ausbeulung des Stämmchens, in das der Fuß des Sporophyten eindringt (*Thylimanthus*-Typ).

Southbya. Perianth manchmal vorhanden, meist verkümmert. Marsupium vom *Isotachis*-Typ. Schwache ventrale Ausbeulung (*Thylimanthus*-Typ).

Arnellia (nach MÜLLER). Perianth vorhanden, klein, Marsupium nach *Calypogeia*-Typ?¹⁾

¹⁾ Leider stand mir weder archegonientragendes noch sporogontragendes Material dieser Pflanze zur Verfügung, weshalb ich die Marsupienbildung dieser arktischen Form nicht untersuchen konnte (Beschreibung bei ARNELL u. LINDBERG, 33).

Die Angabe MÜLLER's, *Arnellia* unterscheide sich durch die Ausbildung eines Perianths von allen anderen Lebermoosen, die Fruchtsäcke bilden, ist insofern nicht richtig, als auch *Mesoptychia* eine Form ist, die ein Marsupium vom *Calypogeia*-Typ bildet und doch ein Perianth besitzt.

Gongylanthus. Perianth fehlt, Marsupium nach *Calypogeia*-Typ.

Alicularia. Perianth klein. Marsupium nach *Isotachis*-Typ, bei niederliegenden Formen außerdem ventrale Ausbeulung (*Thylimanthus*-Typ).

Eucalyx. Perianth wohl entwickelt, Marsupium nach *Isotachis*-Typ.

Acrobolbus. Perianth fehlt. Bei *Acrobolbus Wilsoni* nach GOTTSCH (15, Taf. XXXII, Fig. 23) Marsupium vom *Thylimanthus*-Typ, bei außereuropäischen Arten (*A. unguiculatus*) aber *Calypogeia*-Typ (vgl. GOEBEL, Org. II, S. 868). Also vielleicht Übergänge in derselben Gattung. Eine Nachuntersuchung wäre erwünscht.

Chiloscyphus. Perianth vorhanden. Stengelgewebe wächst um den Embryo hoch, nachdem der Bauch des befruchteten Archegoniums schon stark vergrößert ist. Teilweise Sproßkalyptra.

Harpanthus. Perianth vorhanden, klein. Der weibliche Geschlechtsast wächst stark heran und wird vom Embryo ausgehöhlt (teilweise Coelocaulie). Bei *Harpanthus scutatus* ventrale Ausbeulung (*Thylimanthus*-Typ).

Geocalyx. Perianth fehlt, Marsupium vom *Calypogeia*-Typ.

Saccogyna. Perianth fehlt, Marsupium vom *Calypogeia*-Typ.

Calypogeia. Perianth fehlt, Marsupium vom *Calypogeia*-Typ.

Anthelia. Perianth vorhanden. Sporophyt etwas tiefer in das Stämmchen eingedrungen (teilweise Coelocaulie).

Trichocolea. Perianth fehlt. Coelocaulie oder Sproßkalyptra.

Von außereuropäischen Gattungen seien folgende hier zusammengestellt (sämtliche, außer *Mesoptychia* nach GOEBEL, *Mesoptychia* nach EVANS, zitiert nach MÜLLER).

Coelocaulie bei radiärer Entwicklung des Stämmchens bei *Schistochila*, *Lepidolaena* (*Polyotus*) und *Lepicolea*. Perianth fehlt bei sämtlichen, nur bei manchen *Schistochila*-Arten ein reduziertes Perianth vorhanden.

Thylimanthus-Typ bei *Thylimanthus*, *Marsupellopsis* und *Marsupidium*. Mindestens bei *Thylimanthus* ist aber auch schon eine Andeutung des *Calypogeia*-Typs vorhanden. Der Embryo steckt, wie bei den Coelocaulen, ganz in der Stämmchenwucherung. Sämtliche ohne Perianth.

Isotachis-Typ bei *Isotachis*. Perianth vorhanden.

Calypogeia-Typ bei *Balantiopsis*, *Acrobolbus* (*unguiculatus*), *Lethocolea* und *Mesoptychia*. Bei den drei ersten fehlt ein Perianth, bei *Mesoptychia* ist ein solches entwickelt.

Zusammenfassung einiger Ergebnisse.

1. Wie bei *Lophocolea*, so wird auch bei *Chiloscyphus* das Perianth nur aus sterilen Segmenten gebildet (S. 5).

2. Die Formen, bei denen die archegonbildenden Segmente keine Tragblätter hervorbringen, sind als abgeleitet gegenüber solchen mit Tragblättern zu betrachten; die Formen mit zahlreicheren archegonproduzierenden Segmenten erscheinen als ursprünglicher gegenüber solchen mit wenigen archegonbildenden Segmenten. Beide Entwicklungsrichtungen sind nicht parallel gegangen (vgl. *Lophocolea*) (S. 10).

3. Das Perianth der akrogynen Jungermaniaceen kann nur definiert werden als der innerste Kreis von Blättern um die Archegonien, sofern diese rings mit den seitlichen Nachbarblättern bis zu beträchtlicher Höhe verbunden sind (S. 12). Für die Hüllorgane der anderen Lebermoosgruppen ist der Ausdruck „Perianth“ aufzugeben (S. 13).

4. Auch die abgeplatteten Perianthien (*Plagiochila*, *Scapania*, *Radula*) sind aus drei Segmenten entstanden; das ventrale Segment bleibt aber schmal und beeinflusst die Perianthgestalt nicht (S. 15).

5. Die Form des Perianthquerschnittes hängt weniger von der Beteiligung der einzelnen Segmente ab als vielmehr von der Gesamtsymmetrie der Pflanze (S. 17).

6. Aus den Einschnitten am Perianthrand ist nur mit Vorsicht auf die Beteiligung der einzelnen Segmente an der Perianthbildung zu schließen (S. 18).

7. An besonderen weiblichen Geschlechtssprossen werden nur dann charakteristische Hüllblätter entwickelt, wenn der Geschlechtssproß vor der Perianthbildung mehrere Blattkreise bildet; wenn der Geschlechtssproß sehr kurz bleibt, behalten die Blätter den Charakter von „Jugendblättern“ (S. 42).

8. Vier Tendenzen lassen sich bei der Blattbildung aus den den Archegonien benachbarten Segmenten unterscheiden: gemeinsames Auswachsen dreier Segmente, Vergrößerung der Blattflächen, Radiärwerden der Sprosse und reichere Gliederung des Blattrandes (S. 56).

9. Bei der Beurteilung der Funktion der Hüllorgane sind scharf auseinander zu halten die Beziehung zu den befruchtungsfähigen Archegonien und die zum heranwachsenden Embryo (S. 57).

10. Es ist anzunehmen, daß die Übertragung der Spermatozoiden hauptsächlich durch Bewegung in dem Wasser erfolgt, das in den

zwischen den Pflanzen gebildeten Kapillarräumen festgehalten wird (S. 60).

11. Für die Übertragung der Spermatozoiden erscheinen reich- und tiefgeteilte Hüllorgane am geeignetsten, da sie gleichzeitig die Spermatozoiden leicht eindringen zu lassen und das Wasser gut festzuhalten imstande sind (S. 66).

12. Die reiche Gliederung der Hüllorgane erscheint aber nicht als notwendig, da in dem Befruchtungserfolg kein Unterschied festzustellen ist zwischen Formen mit „Wasserrängern“ und Formen ohne solche. Auch ist das Vorkommen oder Fehlen besonderer Einrichtungen nicht in Beziehung zu bringen zu besonderen Lebensverhältnissen oder Eigentümlichkeiten im Bau. Die verschiedenen Gestaltungsverhältnisse der Hüllorgane erscheinen bedingt durch „innere Gründe“ und sind nicht als „Anpassungserscheinungen“ verständlich (S. 73).

13. Durch die Bildung rings geschlossener Hüllen erscheint zwar der Embryo besser geschützt als durch einzelne Blätter. Meine Versuche sprechen aber dafür, daß der Embryo nicht auf die Bildung rings geschlossener Hüllen angewiesen ist (S. 80).

14. Der Sporophyt verhält sich bei den Jubuleen und den Jungermanieen prinzipiell verschieden: bei jenen bleibt er ganz vom befruchteten Archegonium umschlossen, bei diesen dringt er mehr oder weniger tief in das Stämmchen ein (S. 85).

15. Drei Wachstumstypen sind am sporogontragenden Stämmchen der Jungermanieen zu unterscheiden, je nachdem ob nur eine (eventuell einseitige) Verstärkung des Stämmchens stattfindet, ob der Sproßscheitel mit den Archegonien auswächst, oder ob durch ringförmiges Wachstum des Stämmchens eine Hülle gebildet wird. Zu Typus I gehören die Erscheinung der Coelocaulie und GOEBEL's *Thylimanthus*-Typ, zu Typus II die Bildung einer Sproßkalyptra und zu Typus III GOEBEL's *Isotachis*-Typ und der *Calypogeia*-Typ (S. 88).

16. Die Hülle um das Sporogon von *Harpanthus* ist nicht ein Wachstumsprodukt von Perianth und Kalyptra, sondern der vom Embryo ausgehöhlte Sproß, dem oben Perianth und Kalyptra aufsitzen (S. 91).

17. Der Begriff der Sproßkalyptra wird dahin festgelegt, daß darunter eine mit unbefruchteten Archegonien besetzte, aus dem Scheitel des Sprosses hervorgegangene Hülle um den Sporophyten verstanden wird (S. 99).

18. In der Gattung *Trichocolea* finden sich coelocaulie Formen (*T. tomentella*) und solche mit Sproßkalyptra (*T. tomentosa*). Doch ist bei *T. tomentella* die Sproßspitze schon vor der Befruchtung über die Insertion der Hüllblätter zu einem mit Paraphyllien besetzten Gewebezapfen ausgewachsen, in den sich der Embryo einbohrt (S. 105).

19. *Eucalyx*, *Alicularia*, *Southbya* und *Marsupella* bilden Marsupien vom *Isotachis*-Typ, indem eine ringförmige Zone des Stämmchens auswächst und Perianth und Hüllblätter mit hochnimmt. Eine Verwachsung von Perianth und Hüllblättern liegt nicht vor (S. 117—127).

20. Reduzierte Perianthien finden wir bei *Southbya*, *Gymnomitrium* und *Prasanthus*, auch bei manchen *Marsupella*-Arten (S. 122, 128, 137 u. 138).

21. Für die Bildung der Hüllen von *Gymnomitrium* und *Prasanthus* ist vor allem die „partielle Marsupienbildung“ wichtig, durch die die reduzierten Blattgebilde um die Archegonien, sowie die eigentlichen Hüllblätter verschiedenartig miteinander in Verbindung treten können, je nach den Stellen, an denen ein Auswachsen einer gemeinsamen Basis erfolgt (S. 135).

22. Die Gruppe *Haplozia*—*Eucalyx*—*Alicularia*—*Marsupella*—*Prasanthus*—*Gymnomitrium* erweist sich durch die Reduktion der Unterblätter als abgeleitet. *Haplozia* erscheint in der Gesamtorganisation am wenigsten, *Gymnomitrium* am stärksten reduziert. *Gymnomitrium* darf demnach nicht mehr am Anfang der akrogynen Jungermaniaceen stehen. Jedoch liegt keine einfache Entwicklungsreihe von *Haplozia* zu *Gymnomitrium* vor (S. 144).

23. Die Anheftung der Hüllblattränder am Perianth bei *Mastigophora diclados* ist dadurch zu erklären, daß bei der Bildung der Kielform der Hüllblätter die Blattränder an ihrer Insertion dem Perianth benachbart bleiben, die mittleren Partien der Hüllblätter aber vom Perianth abrücken. An den Blatträndern wächst nun die gemeinsame Basis von Perianth und Hüllblättern aus (S. 146).

24. Für die Bildung eines Marsupiums vom *Calypogeia*-Typ ist die Umkehrung der Richtung der Sproßachse um 180° erforderlich; die Sproßachse selbst wird in das Marsupium miteinbezogen. Das Marsupium vom *Calypogeia*-Typ läßt sich durch Umkehrung der Richtung der Sproßachse und Einbeziehung der Sproßachse in das Marsupium vom *Isotachis*-Typ ableiten (S. 154).

25. Die marsupienbildenden Formen stellen zwar nicht eine einheitliche systematische Gruppe dar, doch läßt sich die Bildung von Marsupien desselben Typs in bestimmten Verwandtschaftsgruppen verfolgen. Wir können die Marsupiferen nicht als rein biologische Gruppe auffassen (S. 159).

26. Das Fehlen des Perianths bei vielen Marsupiferen ist als eine nicht rein biologisch verständliche Korrelationserscheinung zwischen Marsupien- und Perianthbildung aufzufassen (S. 160).

Literaturverzeichnis.

1. ARNELL, H. W.: *Levermossor* (IIa in: *Skandinavians Flora*, utgiven av O. R. HOLMBERG). Stockholm 1928.
2. BAKKER: *Kapillarität und Oberflächenspannung* (Bd. 6 des Handbuches der Experimentalphysik, herausgegeben von WIEN u. HARMS). 1928.
3. CHALAUD, G.: *Le cycle évolutif de Fossombronina pusilla* Dum., Kap. VIII. *Rev. gén. bot.* 41, 1929, p. 744—754.
- 3a. —: *Qu' est-ce que le périgyne des hépatiques?* *Rev. gén. bot.* 41, 1929, p. 536—540.
4. DOUTIN: *Cincinnulus trichomanis* Dum. *Rev. bryol.* Bd. 31, 1904.
5. —: *Sur le périgyne des hépatiques.* *Rev. gén. bot.* 41, 1929, p. 348—352.
6. EKSTRAND: *Om blommorna hos Skandinavians bladiga levermossor.* *Bihang till kgl. Svenska Vet. Akad. Handl.* Bd. VI, Nr. 1, 1880. (Dissertation Upsala.)
7. ELLWEIN, H.: *Beiträge zur Kenntnis einiger Jungermanniaceen.* *Bot. Archiv* Bd. 15, 1926, S. 61—130.
8. EVANS: *Yukon Hepaticae.* *The Ottawa Naturalist* Bd. 17, 1903, p. 13—24.
9. VON GOEBEL, K.: *Die Muscineen.* In *Enzyklopädie der Naturwissenschaften*, I. Abtlg., 28. Lieferung. Breslau 1882.
10. —: *Archegoniatenstudien. X. Beiträge zur Kenntnis australischer und neuseeländischer Bryophyten.* *Flora* Bd. 96, 1906, S. 1—202.
11. —: *Organographie der Pflanzen, insbesondere der Archegoniaten und Samenpflanzen.* I. Teil, 3. Aufl. Jena 1928. II. Teil, 3. Aufl. Jena 1930. III. Teil, 2. Aufl. Jena 1923. (Im Text zitiert als Org.)
12. —: *Die Entfaltungsbewegungen der Pflanzen und deren teleologische Deutung.* 2. Aufl. Jena 1924.
13. —: *Morphologische und biologische Studien XII.* *Annales du Jardin botanique de Buitenzorg* Vol. XXXIX. Leiden 1928.
14. GOTTSCHKE: *Anatomisch-physiolog. Untersuchungen über Haplomitrium Hookeri.* *Act. Akad. Leop. Carol.* Vol. XX, 1843.
15. —: *Über die Fruktifikation der Jungermanniae Geocalyceae.* *Nova Acta Acad. Carol. Leop.* Vol. XXI, 1845.
16. —: *Neuere Untersuchungen über die Jungermanniae Geocalyceae.* *Abh. aus dem Gebiet der Naturwissenschaften*, herausgegeben vom Nat. Ver zu Hamburg 1880.
17. — et RABENHORST: *Hepaticae europaeae* (Exsikkatenwerk, teilweise mit Text und Figuren). Dresden 1855 ff.
18. HARVEY-GIBSON and MILLER-BROWN: *Fertilization of Bryophyte. Polytrichum commune* (Preliminary note). *Annals of Botany* Vol. XLI, 1927, p. 190.
19. HOFMEISTER, W.: *Vergl. Untersuchungen der Keimung, Entfaltung und Fruchtbildung höherer Kryptogamen.* Leipzig 1858.

20. HOOKER, W. L.: British Jungermanniae. London 1816.
21. KIENITZ-GERLOFF: Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Lebermoosporogoniums. Inaug.-Diss. Berlin 1873.
22. —: Vergl. Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte der Lebermoosporogonien. Bot. Zeitg. 1874.
23. —: Neue Beiträge zur Entwicklung des Lebermoosporogoniums. Bot. Zeitg. 1875.
24. —: Über die Bedeutung der Paraphysen usw. Bot. Zeitg. 1886.
25. LEITGEB, H.: Wachstumsgeschichte von *Radula complanata*. Sitz.-Ber. d. Wiener Akad. d. Wiss. Vol. LXIII, 1871.
26. —: Untersuchungen über die Lebermoose. Heft I—VI. Leipzig u. Graz 1879—81.
27. —: Die Stellung der Fruchtsäcke bei den geocalyceen Jungermannieen. Sitz.-Ber. der k. Akad. der Wiss. Bd. LXXXIII, 1. Abt. Wien 1881.
28. —: Wasserausscheidung an den Archegonständen von *Corsinia*. Flora 1885.
29. LIDFORSS, B.: Über die Reizbewegungen der *Marchantia-Spermatozoiden*. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 41, 1905.
30. LIMPRICHT, G.: Lebermoose, in COHN's Kryptogamenflora von Schlesien Bd. 1. Berlin 1876.
31. LINDBERG, S. O.: Bidrag till mossornas morfologi och inbördes systematiska ställning. Översigt af Finska Vet.-soc. förhandlingar XIV. Helsingfors 1872.
32. —: Sur la morphologie des mousses. Revue bryol. 1886.
33. — u. ARNELL, H. W.: Musci Asiae borealis. Kgl. Svenska Vet. Akad. handl. Bd. 23, Nr. 5. Stockholm 1889.
34. LOTSY: Vorträge über botanische Stammesgeschichte. Bd. 2. Jena 1909.
35. MACVICAR, S. M.: The students Handbook of British Hepaticae. London 1912.
36. MÜLLER, KARL: Die Lebermoose (Bd. 6 in RABENHORST's Kryptogamenflora). I. u. II. Abteilung. Leipzig 1906—16.
37. NEES VON ESENBECK: Naturgeschichte der europäischen Lebermoose. Berlin 1833—36.
38. NEMEC: Die Wachstumsrichtungen einiger Lebermoose. Flora Bd. 96, 1906.
39. PFEFFER, W.: Locomotorische Richtungsbewegungen durch chemische Reize. Unters. aus dem Bot. Inst. zu Tübingen Bd. I, Heft III, 1884.
40. RACIBORSKI, M.: Die Schutzvorrichtungen der Blüten. Flora Bd. 81, 1895.
41. REICHE, K.: Über nachträgliche Verbindung frei angelegter Pflanzenorgane. Flora 1891, S. 435.
42. SCHIFFNER, V.: Hepaticae in ENGLER-PRANTL, Natürliche Pflanzenfamilien I, 3, 1893—95.
43. —: Conspectus Hepaticarum Archipelagi Indici. Batavia 1898.
44. —: Kritische Bemerkungen über europäische Lebermoose usw. (als Ergänzung zu seinem Exsikkatenwerk: Hepaticae europaeae exsikkatae). Deutsch. nat. med. Ver. f. Böhmen „Lotos“. Seit 1901.
45. —: Studien über kritische Arten der Gattungen *Gymnomitrium* und *Marsupella*. Österr. Bot. Zeitschr. Nr. 3 ff., 1903.
46. —: Bryologische Fragmente 15: Über extraflorale Archegonien bei einem Lebermoos. Österr. Bot. Zeitschr. 1904.
47. —: Ein Kapitel aus der Biologie der Lebermoose. Festschr. zu ASCHERSON's 70. Geburtstag. Berlin 1904.
48. —: Über die Gattungen *Chiloscyphus* und *Heteroscyphus* n. gen. Österr. Bot. Zeitschr. Nr. 5, 1910.

49. SCHIFFNER, V.: Untersuchungen über Amphigastrial-Antheridien usw. Hedwigia Bd. 50, 1911.
50. —: Hepaticae in Heft 14 von PASCHER's Süßwasserflora Deutschlands, Österreichs und der Schweiz. Jena 1914.
51. SPRUCE: On Marsupella Stableri n. spec. and some allied species of European Hepaticae. Rev. bryol. 1881.
52. —: On Cephalozia (a genus of Hepaticae). Malton 1882.
53. —: Hepaticae Amazonicae et Andinae. 1885.
54. STEPHANI: Gymnomitrium confertum LIMPR. Rev. bryol. 1885, p. 19—22.
55. —: Species Hepaticarum Vol. I—VI. (Sep.-Abdr. aus dem Bulletin de l'HERBIER BOISSIER.) Genf und Basel. 1900—1924.
56. STRASBURGER, E.: Zur Mechanik der Befruchtung. Bot. Zeitg. Nr. 48, 1868, S. 822.
57. —: Die Geschlechtsorgane und die Befruchtung bei Marchantia polymorpha L. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 7, 1869—1870, S. 409.
58. VESTERGREN, T.: Om den olikformiga snöbetäckningens inflytande på vegetationen i Sarekfjällen. Bot. Not. 1902, Lund.
59. ÅKERMAN, Å.: Über die Chemotaxis der Marchantia-Spermatozoiden. Zeitschr. f. Bot. 2. Jahrg. 1910, S. 94.

BOTANISCHE ABHANDLUNGEN

HERAUSGEGEBEN VON

K. GOEBEL

PROFESSOR AN DER UNIVERSITÄT MÜNCHEN

HEFT 17

UNTERSUCHUNGEN AN LUFTWURZELN

VON

K. GOEBEL UND W. SANDT

Mit 9 Abbildungen im Text und 6 Tafeln



JENA
VERLAG VON GUSTAV FISCHER
1930

Alle Rechte vorbehalten.

Printed in Germany.

Vorwort.

Eine eingehende Untersuchung der Luftwurzeln war eine der Aufgaben, die sich der Unterzeichnete für seine letzte Tropenreise vorgenommen hatte. Es sollte geprüft werden, wie weit diese bei so vielen Tropenpflanzen vorhandenen Organe sich durch gemeinsame Eigenschaften auszeichnen, und ob diese letzteren beim Eindringen in den Boden sich ändern oder nicht. Auch wie sie das Eindringen in den Boden ermöglichen, sollte festgestellt werden. Es wurden auch einzelne Beobachtungen gesammelt, aber andere Arbeiten verhinderten eine systematische Untersuchung. Diese konnte erst später in den Gewächshäusern des Münchener Botanischen Gartens ausgeführt werden. Und zwar geschah dies durch Herrn Privatdozenten Dr. W. SANDT. Der Unterzeichnete war nur insofern dabei beteiligt, als die Versuche gemeinsam vorher besprochen und deren Ausfall gemeinsam festgestellt wurde. Es handelt sich also eigentlich um eine Arbeit des Herrn Dr. SANDT, bei welcher der Unterzeichnete nur auf dessen ausdrücklichen Wunsch, dem ich mich nicht gerne fügte, als Mitarbeiter auf dem Titel genannt wurde.

München, März 1929.

K. GOEBEL.

Inhaltsübersicht.

	Seite
Vorwort	3
Einleitung	5
1. Das Wachstum der Luftwurzeln in Luft	7
A. <i>Vitis pterophora</i> BAK.	8
a) Größe des täglichen Zuwachses der Wachstumszone	8
b) Wie verteilt sich das Wachstum auf die Wurzel?	10
c) Sind äußere Faktoren von Einfluß auf das Wachstum?	13
B. <i>Luffa cylindrica</i> ROEM.	16
C. <i>Cissus quadrangularis</i> L.	21
D. <i>Cissus velutinus</i> LINDEN	23
2. Wachstumsänderungen beim Wechsel des Außenmediums	25
A. <i>Vanilla planifolia</i>	25
B. <i>Norantea guyanensis</i> AUBL.	27
C. Araceenwurzeln	28
a) <i>Syngonium podophyllum</i> SCHOTT	28
b) <i>Philodendron pinnatifidum</i> SCHOTT	29
c) <i>Philodendron Selloum</i> KOCH	31
D. Ampelideenwurzeln	33
<i>Vitis pterophora</i> BAK.	33
3. Wachstumshemmung und Schädigung durch Wasser	39
4. Der Geotropismus der Luftwurzeln und ihrer Seitenwurzeln	45
Verhalten der Seitenwurzeln bei Ampelideen	51
Araceenwurzeln	55
a) <i>Philodendron elegans</i> KRAUSE	55
b) <i>Philodendron imbe</i> SCHOTT	56
c) <i>Syngonium podophyllum</i> SCHOTT	56
5. Dekapitierungsversuche an Luftwurzeln	58
<i>Vitis pterophora</i> BAK.	58
<i>Luffa cylindrica</i> ROEM.	60
6. Transpirations- und Wachstumsmessungen an isolierten Spitzen	63
Vermag eine abgeschnittene Luftwurzel noch weiter zu wachsen?	66
7. Grenzen der Ersatzwurzelbildung	75
A. <i>Vitis pterophora</i> BAK.	75
B. <i>Luffa cylindrica</i> ROEM.	76
8. Anatomie der untersuchten Luftwurzeln	78
a) Ampelideen	78
b) <i>Luffa cylindrica</i> ROEM.	93
c) Araceen	97
Zusammenfassung	116
Literaturübersicht	119
Figurenerklärung zu den Tafeln	121

Einleitung.

Die Hauptaufgabe einer Luftwurzel, die besonders bei den Epiphyten beträchtliche Lufträume durchwachsen muß, ehe sie den Boden erreicht, ist in der ausreichenden Versorgung der Pflanze mit Nährsalzen und Wasser zu suchen. Entsprechend dieser Funktion muß die Wurzel zunächst den Boden erreichen und mit der Fähigkeit in ihn einzudringen und dort sich zu verzweigen ausgerüstet sein, und dann die geförderten Baustoffe den oft weiten Weg (WENT, a. a. O., gab Wurzellängen von über 20 m an) hinaufführen können.

Wir haben also zwei Lebensabschnitte bei diesen Nährwurzeln zu unterscheiden, die beim Erreichen des Erdbodens ihre gegenseitige Abgrenzung finden; einmal die Zeitspanne des Luftlebens, zum anderen die Phase der im Boden verankerten Nährwurzel, die eine Funktionsänderung mit Arbeitsbeginn erfahren hat. Vorher hatte sie aus der Luft durch herabrieselnden Regen gar keine oder bei Velamenwurzeln nur mehr oder weniger geringe Stoffmengen aufzunehmen Gelegenheit gehabt.

Den oberirdischen Teil der „gefaßten“, d. h. im Boden verankerten Luftwurzel nach dem Beispiel von ENGLER und LIERAU als „Wurzelträger“ anzusprechen, muß als die Homologien verwischend, abgelehnt werden. Sind diese Adventivwurzeln doch typische Wurzeln (vgl. auch PORSCH, a. a. O., S. 394), die bis zum Erreichen des Bodens meist unverzweigt und mit größerer Geschwindigkeit wachsen als Erdwurzeln.

Die Veränderungen, die diese Nährwurzeln durchmachen, waren bisher vergleichend morphologisch wie physiologisch wenig untersucht worden.

Das Hauptinteresse der Forscher konzentrierte sich bisher außer auf Velamenwurzeln vorwiegend auf den interessanten „Dimorphismus“ von Haft- und Nährwurzeln, wie er besonders auffallend bei Araceen sich ausprägt.

In den Arbeiten von SCHIMPER, LIERAU, WENT und PORSCH ist auch eine historische Behandlung des Problems gegeben worden, auf die hier verwiesen sei.

GOEBEL war der erste, der den Dimorphismus dieser beiden verschiedenen Erscheinungsformen von Adventivwurzeln organo-

graphisch als verschiedene Ernährungsmodifikationen betrachtete. Die mit den morphologischen geänderten reizphysiologischen Eigenschaften der Haftwurzeln, wie stärkere Kontaktempfindlichkeit, negativer Heliotropismus, geringerer oder fehlender Geotropismus sind nur graduell gegenüber Nährwurzeln verschieden, aber nicht prinzipiell neue Erscheinungen, ebenso wie die anatomischen Veränderungen, die seit den klassischen Untersuchungen von SCHIMPER immer wieder hervorgehoben wurden wie Reduktion der Gefäß- und Siebteile und Vermehrung des Sklerenchyms.

Die Übergänge zwischen Nähr- und Haftwurzeln beweisen, daß letztere aus ersteren als Hemmungsbildungen hervorgegangen sind. Langsameres Wachstum, geringere Ernährung mit Wasser und Aschesubstanzen, daher unverzweigter Wuchs, stärkere Verholzung durch überwiegend zugeführte Assimilate stimmen mit dieser Anschauung (GOEBEL, a. a. O., S. 1302) ausgezeichnet überein.

Es war daher nicht unsere Aufgabe, zu den vielen Arbeiten über Dimorphismus ¹⁾ noch weitere terminologische Beiträge zu liefern. Vielmehr standen folgende Fragen im Vordergrund des Interesses: Wie ändert sich die Wachstumsgröße und ihre Verteilung bei „ungefaßten“ und „gefaßten“ Nährwurzeln? Welche reizphysiologische Unterschiede ergeben sich gegenüber typischen Erdwurzeln? Wie verhalten sich Luftwurzeln bei Verletzung, wie in Wasser und Erde?

Die Befunde wurden auch anatomisch untersucht.

Alle Untersuchungen wurden an dem schönen und reichen Gewächshausmaterial des Münchener Botanischen Gartens durchgeführt. Sie erstreckten sich über mehrere Jahre.

¹⁾ RICHTER (a. a. O., S. 33) spricht sogar einmal von Trimorphismus, je nachdem die Wurzel als Haft- oder Nährwurzel in Luft oder Wasser vegetierte.

1. Das Wachstum der Luftwurzeln in Luft.

Seit SACHS die Luftwurzeln von *Monstera deliciosa*, *Philodendron Selloum* und *grandifolium* und einer *Vitis velutina*¹⁾ (*Cissus velutinus* LINDEN?) untersuchte, wissen wir, daß bei solchen Luftwurzeln ein oft sehr bedeutendes Längenwachstum stattfindet. Der Gesamttagewachstum schwankte bei *Monstera* zwischen 10 und 17 mm für den Tag, wobei die Länge der wachsenden Region über 40—70 mm betrug. Da das Wachstum sich auf eine etwa zehnmal so große Strecke verteilte wie bei Erdwurzeln (gegen *Vicia Faba* gemessen) kam SACHS zu dem Schluß, daß der Gesamtzuwachs dem von Erdwurzeln ungefähr gleich sei. Ebenso wurden bei *Phil. Selloum* bei 9,4 mm Zuwachs eine Wachstumszone von mehr als 40 mm festgestellt; bei 13 mm eine solche von über 56 mm, bei 17 mm eine solche von über 59 mm gefunden. Die Länge der wachsenden Region nahm also mit dem Gesamtzuwachs zu. Bei Wurzeln von *Phil. grandifolium* ergab sich dagegen mit 10—15 mm eine von Erdwurzeln nicht stark abweichende Wachstumsregion. Da wir auch mit *Cissus velutinus* arbeiteten, sei das SACHS'sche Ergebnis seiner Messungen an seiner wahrscheinlich artgleichen *Vitis velutina* wiedergegeben. SACHS schreibt a. a. O., S. 593: „Überraschend war mir dagegen die außerordentliche Länge der wachsenden Region bei zweien, im Gewächshaus ungefähr 1 m lang herabhängenden 1 mm dicken Luftwurzeln von

Vitis velutina.

Zonen anfangs 10 mm lang. Zuwachse in 42 Stunden bei 14—15° C.

	A	B
X	1,0 mm	0,0 mm
IX	1,0 "	0,6 "
VIII	1,8 "	1,7 "
VII	2,3 "	2,4 "
VI	2,3 "	3,1 "
V	2,8 "	3,5 "
IV	3,0 "	3,7 "
III	3,0 "	3,3 "
II	3,0 "	3,0 "
Spitze I	2,8 "	3,0 "
Gesamtzuwachs	23,0 mm	24,3 mm

¹⁾ Im Index KEWENSIS nicht aufgeführt. Es ist wahrscheinlich *Cissus velutinus* LINDEN (siehe CURTIS, Bot. Magazin Taf. 5207 aus der Verwandtschaft von *Cissus discolor* BL., ebenda Taf. 4763) gemeint.

Die Länge der wachsenden Region betrug also bei A mehr als 90, vielleicht selbst mehr als 100 mm, bei B mehr als 80 mm. Die Stelle des raschesten Wachstums ist aus der Tabelle nicht mehr zu erkennen, da in der zu langen Zeit von 42 Stunden die jüngeren Zonen Zeit gefunden haben, sich beträchtlich zu verlängern, worüber auf § 19 zu verweisen ist.“

BLAAUW (a. a. O., S. 266) hatte in Tjibodas Wurzelmessungen an den 20—30 m langen Luftwurzeln von *Cissus pubiflora* var. *papillosa* angestellt und dabei Zuwachswerte von täglich 45—115 mm bei einer Wachstumszone von 30—100 cm gefunden. Das Wachstum war bei seinen Wurzeln in der Nacht viel stärker als am Tage (18,5:8), trotz erhöhter Tagestemperatur.

Diese Angaben waren Veranlassung, an den jedes Jahr im Victoriahause des Münchener Gartens auftretenden Luftwurzeln von *Vitis pterophora* BAK. und *Luffa cylindrica* ROEM. Wachstumsmessungen vorzunehmen.

Das Markieren von Luftwurzeln wird dadurch oft mühevoll, daß bei schleimiger Beschaffenheit der Wurzelspitzen (besonders bei Araceen) die Marken nur schwer haften oder zerfließen. Die Verwendung von chinesischer Tusche erwies sich bei dem hohen Feuchtigkeitsgehalt der Luft und dem täglich vorgenommenen Spritzen als untauglich. Gut haltbare Marken ließen sich mit Elfenbeinschwarz erzielen, ohne daß traumatische Krümmungen, wie bei Verwendung von Firnisfarben eintraten. Die Luftwurzeln von *Vitis pterophora* BAK. wurden fortlaufend mit V_1 , V_2 usw., die von *Luffa* mit L_1 , L_2 usw. bezeichnet. Die Messungen wurden anfangs nur einmal am Morgen 8⁴⁰ Uhr, später auch abends zu gleicher Zeit vorgenommen, und erstreckten sich jedesmal auf eine längere Zeit.

Die Markierung verfolgte den weiteren Zweck, die Länge der wachsenden Zone (in den Abkürzungen mit Wz bezeichnet) festzustellen. Die Verschiebung der nach jeder Messung in natürlicher Größe aufgezeichneten Marken zeigte die Wachstumsverteilung über diese Zone an.

A. *Vitis pterophora* BAK.

a) Größe des täglichen Zuwachses der Wachstumszone.

Die Wurzel V_1 war am 17. VI. 302 mm lang; es wurde ihr Wachstum bis zum 30. VI. auf die Gesamtlänge von 1020 mm verfolgt. Der tägliche Zuwachs schwankte zwischen 40 und 67 mm, die Wachstumszone zwischen 80 und 130 mm.

Es wurden gemessen:

Datum	Gesamtlänge	Zuwachs	Wachstumszone
25. VI.	735 mm	(40)	ca. 80 mm
26. VI.	779 "	(44)	ca. 100 "
27. VI. mitt. 12 ⁴⁰	835 "	(56)	105 " 28 Std.!
28. VI.	886 "	(51)	130 " 20 Std.!
29. VI.	938 "	(52)	130 "
30. VI.	990 "	(52)	110—130 mm

V₃ hatte am 24. VI. eine Länge von 546 mm. In der Folge wurden gemessen:

Datum	Gesamtlänge	Zuwachs	Wachstumszone
25. VI.	566 mm	(20)	ca. 60 mm
26. VI.	582 "	(16)	45 "
27. VI. mitt. 12 ⁴⁰	605 "	(23)	50 " 28 Std.!
28. VI.	633 "	(28)	ca. 60 " 20 Std.!
29. VI.	659 "	(26)	ca. 60 "
30. VI.	688 "	(29)	ca. 70 "
1. VII.	727 "	(39)	90 "
2. VII.	768 "	(41)	ca. 80 "

V₅ hatte am 24. VI. eine Länge von 655 mm. In der Folge wurden gemessen:

Datum	Gesamtlänge	Zuwachs	Wachstumszone
25. VI.	695 mm	(40)	ca. 100 mm
26. VI.	731 "	(36)	90 "
27. VI. mitt. 12 ⁴⁰	772 "	(41)	120 " 28 Std.!
28. VI.	799 "	(27)	100 " 20 Std.!
29. VI.	835 "	(36)	90 "
30. VI.	865 "	(30)	90 "
1. VII.	900 "	(35)	ca. 75 "
2. VII.	932 "	(32)	ca. 70 "

V₆. Wurzel am 24. VI. 295 mm lang. In der Folge wurden gemessen:

Datum	Gesamtlänge	Zuwachs	Wachstumszone
25. VI.	311 mm	(16)	45 mm
26. VI.	325 "	(14)	45 "
27. VI. mitt. 12 ⁴⁰	341 "	(16)	45 " 28 Std.
28. VI.	358 "	(17)	45 " 20 Std.
29. VI.	370 "	(12)	30 "
30. VI.	382 "	(12)	ca. 20 "

Wurzel war seitlich angefressen, daher nicht mehr normal.

V₇ (s. Sk.). Wurzel am 24. VI. 641 mm lang. In der Folgezeit wurden gemessen:

Datum	Gesamtlänge	Zuwachs	Wachstumszone
25. VI.	748 mm	(107)	220 mm
26. VI.	880 "	(132)	230 "
27. VI. mitt. 12 ⁴⁰	1058 "	(178)	290 " 28 Std.

Datum	Gesamtlänge	Zuwachs	Wachstumszone
28. VI.	1230 mm	(172)	365 „ 20 Std.
29. VI.	1428 „	(198)	380 „
30. VI.	1625 „	(197)	390 „
1. VII.	1830 „	(205)	ca. 400 „
2. VII.	2040 „	(210)	450 „

V₁₂. Wurzel am 25. VI. 2565 mm lang. In der Folgezeit gemessen:

Datum	Gesamtlänge	Zuwachs	Wachstumszone
26. VI.	2773 mm	(208)	490 mm
27. VI. mitt. 12 ⁴⁰	3009 „	(236)	510 „
28. VI.	3220 „	(211)	510 „
29. VI.	3445 „	(225)	550 „

Wurzel war am 30. VI. unterhalb der Spitze von Schaben angefressen, deshalb weitere Messungen aufgegeben.

V₁₃. Wurzel am 1. VII. 1005 mm lang. In der Folgezeit gemessen:

Datum	Gesamtlänge	Zuwachs	Wachstumszone
2. VII.	1045 mm	(40)	110 mm
3. VII.	1083 „	(38)	85 „
4. VII.	1122 „	(39)	ca. 100 „

V₁₄. Wurzel am 1. VII. 1123 mm lang. In der Folgezeit:

Datum	Gesamtlänge	Zuwachs	Wachstumszone
2. VII.	1171 mm	(48)	ca. 120 mm
3. VII.	1220 „	(49)	ca. 120 „
4. VII.	1270 „	(50)	ca. 110 „

Wie ein Vergleich zeigt, ist bei *Vitis pterophora* die Wachstumszone etwa doppelt so lang als der tägliche Zuwachs und beide Werte nehmen mit der Länge der Wurzel allmählich zu. Da die Größe des Wachstums von der Ernährung der Wurzel abhängt, sind diese Werte individuellen Schwankungen unterworfen. Es kann sehr wohl eine jüngere gut ernährte Wurzel eine größere Wachstumszone, mithin größeren täglichen Zuwachs besitzen, als eine ältere längere aber nicht so gut ernährte. Aus diesem Grunde darf man gleich lange Wurzeln nicht unmittelbar miteinander vergleichen.

b) Wie verteilt sich das Wachstum auf die Wurzel?

Zunächst erhellt schon aus diesen Angaben, daß die wachsende Zone eine bedeutend größere ist als bei Erdwurzeln. Während sie bei diesen meist nur wenige Millimeter beträgt, erreichte sie bei V₇ und V₁₂ 45 cm resp. 55 cm Länge. V₁₂ war ca. 3,5 m lang.

Da die Höhe der Drähte, an denen die Pflanzen hinwuchsen, geringer war, als diese Längen, mußten Wurzeln von etwa 2 m an im unteren allein noch wachstumsfähigen Teile horizontal hingeleitet werden. Sie wurden also aus der Normallage gebracht. Es ergaben sich keine Anhaltspunkte dafür, daß dadurch das Wachstum in irgendwelcher Weise geändert wurde, soll doch z. B. nach BLAAUW (a. a. O., S. 266) für die Luftwurzeln von *Cissus pubiflora* Geotropismus überhaupt nicht nachzuweisen gewesen sein, und wurden die Luftwurzeln von *Vitis pterophora* (s. die folgenden Angaben) auch als ageotrop in der Luft befunden. Wenn durch Insektenfraß oder durch Besucher irgendeine Beschädigung eintrat oder eine andere Unregelmäßigkeit (verkrüppelte Spitzen) festgestellt wurde, schied die betreffende Wurzel für die Folge von weiteren Untersuchungen aus. So kommt es, daß die Messungen bei einigen Wurzeln sich über kürzere Zeiträume erstreckten.

BLAAUW (a. a. O., S. 271) fand bei seinen Wurzeln das Wachstum in der Spitzenzone am kräftigsten und eine allmähliche Abnahme mit der weiteren Entfernung von der Spitze. Aus seinen Tab. Nr. 12 und 13 (a. a. O., S. 290) ist aber zu entnehmen, daß diese Abnahme keineswegs stetig war. Es gibt dort keine Querzone maximalen Wachstums (s. S. 273) vielmehr können mehrere solcher Zonen gleichzeitig vorhanden sein, wie auch ihre Lage sich ändern kann. Es war also zu erwarten, daß auch bei unseren Messungen die hier angezogenen Unregelmäßigkeiten des Wachstums sich finden würden.

Unsere *Vitis pterophora* zeigten aber eine große Gleichmäßigkeit des Wachstums.

Die Markierung wurde in einigen Fällen in Millimetern angebracht. So waren beispielsweise bei V₁ die letzten 5 cm in fünf Zentimetermarken abgegrenzt mit weiterer Unterteilung in Millimeter.

Vom 22. VI. an zeigten diese 5 Abschnitte folgende Zuwachsgrößen:

					→ Spitze
22. VI.	10	10	10	10	10
23. VI.	13	14	14	16	17
24. VI.	15	17	21	25	31
25. VI.	15	18	26	36	53
26. VI.	15	18	29	47	85
27. VI.	—	—	29	53	133
28. VI.	—	—	—	53	182
29. VI.	—	—	—	—	234

Tabelle A. Wachstum von *Vitis*-Wurzeln bei Tag und Nacht (vgl. S. 13).

Datum und Zeit	Mittlere Tages- oder Nacht-temp.	V ₃ Länge (Zu- wachs)	Zuwachs in 24 Stunden	Wz	V ₅ Länge (Zu- wachs)	Zuwachs in 24 Stunden	Wz	V ₇ Länge (Zu- wachs)	Zuwachs in 24 Stunden	Wz	V ₁₃ Länge (Zu- wachs)	Zuwachs in 24 Stunden	Wz	V ₁₄ Länge (Zu- wachs)	Zuwachs in 24 Stunden	Wz	V ₁₆ Länge (Zu- wachs)	Zuwachs in 24 Stunden
30. VI. abds. 8 ⁴⁰	T 29°	709 (21)	39	90	840 (19)	35	90	1740 (115)	205	390	980	1094	110	1123 (29)	120			
1. VII. vorm. 8 ⁴⁰	N 24°	727 (18)		90	900 (16)		75	1830 (90)		450	1005 (25)		110	1123 (29)				
1. VII. abds. 8 ⁴⁰	T 32°	745 (18)	41	80	915 (15)	32	75	1937 (107)	210	450	1024 (19)	110	1146 (23)	120				
2. VII. vorm. 8 ⁴⁰	N 24°	768 (23)		80	932 (17)		75	2040 (103)		450	1045 (21)		110		1171 (25)			
2. VII. abds. 8 ⁴⁰	T 33°	780 (12)	27		945 (13)	30	70		450	1055 (10)	38	85	1190 (19)	120				
3. VII. vorm. 8 ⁴⁰	N 25°	795 (15)			962 (17)		70			1083 (28)		85	1220 (30)		120			
3. VII. abds. 8 ⁴⁰	T 32°				971 (9)	30			39	1098 (15)	60	1241 (21)	50					
4. VII. vorm. 8 ⁴⁰	N 25,6°				992 (21)					1122 (24)		60		1270 (29)	110	547 (9)	560 (13)	22

Lufttemperaturen im Victoria-Begabhaus:

30. VI. 8 ³⁰ 24°	30. VI. 8 ⁴⁰ 26°	1. VII. 8 ⁴⁰ 30°	1. VII. 8 ³⁰ 27°	2. VII. 8 ⁴⁰ 30°	2. VII. 8 ⁴⁰ 30°	3. VII. 8 ⁴⁰ 30°	3. VII. 8 ⁴⁰ 30°
1000 30°	1. VII. 1200 24°	1010 33°	2. VII. 1200 24°	900 33°	2. VII. 1200 24°	3. VII. 1200 25°	4. VII. 1200 26°
1130 30°	500 29°	200 35°	500 23°	900 33°	1200 24°	300 23°	200 34°
200 32°	615 24°	430 34°	500 22°	33°	545 34°	300 23°	500 32°
540 30°		545 30°	615 25°	24°	545 34°	615 25°	615 24°
							25,6°

Es wächst also von vornherein die Spitze stärker, aber in diesem letzten Zentimeter stärksten Wachstums verteilt sich dieses so gleichmäßig, daß man eine Zone maximalen Wachstums nicht scharf abgrenzen kann. Dieselbe regelmäßige Verteilung des Wachstums ergab sich auch bei 9 weiteren Wurzeln, deren Zonen mit Millimetermarkierung versehen worden waren. Aus Räumlichkeitsgründen ist von der Wiedergabe der Skizzen, die in natürlicher Größe auf Pauspapier täglich nach der Messung gemacht wurden, Abstand genommen worden.

c) Sind äußere Faktoren von Einfluß auf das Wachstum?

Wie das annähernd konstante Wachstum von V_{13} und V_{14} während der sehr ähnlichen Tagestemperaturen des 2., 3. und 4. Juli vermuten ließ, scheint das Wachstum von der Temperatur abhängig zu sein.

In der Tab. A, die gleichzeitig Aufschluß über das Wachstum am Tage und in der Nacht geben soll, ist das Wachstum von 6 Wurzeln in der Zeit vom 30. VI. bis 4. VII. aufgezeichnet.

Aus den angeführten Temperaturmessungen wurde eine mittlere Tages- und eine mittlere Nachttemperatur ermittelt (Spalte 2). In den Spalten V_3 , V_5 , V_7 , V_{13} , V_{14} , V_{15} steht der 12- bzw. 24stündige Zuwachs, in besonderer Spalte (Wz) die Wachstumszone. Während im allgemeinen der Tageszuwachs den der Nacht ein wenig übertrifft, und zwar vermutlich infolge des Temperaturrückganges, ergab sich für die besonders heißen Tage des 1., 2. und 3. VII., wo die mittlere Tagestemperatur 32° und 33° betrug, ein umgekehrtes Verhalten. Es war in 12 von 13 Fällen (Ausnahme V_7) der Nachtzuwachs größer. Im Vergleich mit anderen hier nicht einzeln aufgeführten Messungen könnte der Grund in einer Schädigung der Wurzeln bei so hoher Temperatur liegen. Möglicherweise liegt das Wachstumsoptimum unter diesen hohen Temperaturen. Auf andere Wurzeln wie die von *Luffa* wirkte sich diese dagegen nicht wachstumshemmend aus.

BLAAUW hatte bei *Cissus pubiflora* in Java, trotz der erhöhten Tagestemperatur, ein viel stärkeres Wachstum der Luftwurzeln während der Nacht festgestellt (a. a. O., S. 274), das sich wie $18\frac{1}{2}:8$ verhielt. Seine Verdunkelungsversuche bewiesen aber, daß nicht der Belichtungswechsel daran schuld sein kann. Er vermutet, daß der während der Nacht sich ändernde Feuchtigkeits-

gehalt der Atmosphäre auf die Transpiration der Pflanze sich auswirke. Am Tage benachteilige eine stärkere Transpiration korrelativ das Wachstum der Wurzeln. Auch wir haben nach der Methode BLAAUW's zeitweilig Wurzeln in hohe übereinandergesetzte Pappe-zylinder ihrer ganzen Länge nach lichtdicht eingeschlossen, doch konnte kein Unterschied gegenüber belichteten Wurzeln festgestellt werden. Die Erklärung BLAAUW's für die im javanischen Urwald beobachteten großen Unterschiede, scheint insofern zutreffend zu sein, als sich Wachstumsschwankungen außerhalb der Variationsbreite zwischen Tag und Nacht in so starkem Maße nicht zeigten (das gilt auch für *Luffa*), wohl weil die Pflanzen ständig in nahezu dampfgesättigter Luft sich befanden. Es nahm mit fallender Temperatur am Abend und in der Nacht, der Sättigungsgrad der Luft wahrscheinlich zu, so daß der für gewöhnlich geringere Zuwachs während der Nacht auch nach BLAAUW auf die geminderte Transpiration zurückführbar sein könnte. Daneben dürfte aber die Temperatur einen zum mindesten mitbestimmenden Einfluß ausüben.

Unter Ersatzwurzeln sollen die Nebenwurzeln verstanden sein, die nach Dekapitierung oder sonstiger Wachstumshemmung der Spitze an der Luftwurzel sich bilden. Sie entstanden bei *Vitis pterophora* nach einigen Tagen über dem kallusartig angeschwollenen Stumpfende und verhielten sich bezüglich ihres Zuwachses und der Länge der wachsenden Region ganz wie intakte Luftwurzeln. Man kann durch immer wiederholtes Abschneiden der Spitze ganze Sympodien von Ersatzwurzeln an einer Luftwurzel hervorrufen (vgl. GOEBEL I, S. 170).

Es ist jedoch nicht gleichgültig, ob die Dekapitierung an einer jüngeren oder bereits älteren Luftwurzel vorgenommen wird, da sich das Wachstum der Ersatzwurzel nach den Ernährungsverhältnissen des Wurzelstumpfes richtet.

An einer früher gekappten Hauptwurzel (V_{11}), (ihr Stumpf hatte am 18. VI. eine Länge von 1040 mm), hatten sich 2 Ersatzwurzeln gebildet, von denen die eine (A) von 180 mm auf 150 mm gekappt wurde, während die andere (B) in ihrer Länge von 310 mm zunächst intakt belassen wurde. In der Folge wird festgestellt, daß der Hauptwurzelstumpf bereits ausgewachsen war und die um 30 mm gekappte Seitenwurzel A ebenfalls keinen Zuwachs mehr aufweist. Es war also ihre Wachstumszone zur Zeit der Operation kleiner als 30 mm gewesen. Die intakte Seitenwurzel B wuchs vom 18. VI. bis 19. VI. um 28 mm. Es wurden gemessen:

19. VI.	8 ⁴⁰ vorm.	338 mm	(28)	Wz 50 mm	
19. VI.	8 ⁴⁰ abds.	350 "	(12)		
20. VI.	7 ⁴⁰ vorm.	362 "	(12)		} (24) in 23 Std.
20. VI.	12 ⁴⁰ mittags	368 "	(6)	in 5 Std.	
21. VI.	8 ⁴⁰ vorm.	397 "	(29)	in 20 Std.	} Wz ca. 65 mm
22. VI.	8 ⁴⁰ vorm.	432 "	(35)	in 24 Std.	

Sie zeigte am 22. VI. einen täglichen Zuwachs von 35 mm bei einer Wz (21. VI.) von ca. 65 mm. Es ergibt sich daraus, daß auch hier das Wachstum am Tage wie in der Nacht sich wenig unterschied und der tägliche Zuwachs ungefähr die Hälfte der Zuwachszone ausmachte. Ein Vergleich mit V_6 , die am 28. VI. ungefähr so lang war wie V_{11B} , ergibt sogar, daß eine Ersatzwurzel kräftiger im Wachstum sein kann als eine Hauptwurzel.

Als am 22. VI. diese Seitenwurzel um 45 mm dekapitiert wurde, war der Zuwachs des Stumpfes in den nächsten 24 Stunden nur mehr 2 mm. Die Dekapitierung bewirkte aber am 24. VII., daß das Wachstum zum Stillstand kam.

Daß jede Dekapitierung eine Wachstumshemmung unter gleichzeitiger Längenabnahme der Wachstumszone bewirkt, wird ausführlich Seite 58 ff. gezeigt werden. Hier soll nur ein Beispiel wiedergegeben werden.

Von einer jungen intakten Luftwurzel von 25 mm Länge wird am 19. VI. die Spitze von 5 mm entfernt, so daß die beiden Marken an der Basis und unmittelbar über der Schnittfläche 20 mm auseinanderstehen. In der Folge werden gemessen: 20. VI. 35 mm (15); 21. VI. 54 mm (19); 22. VI. 80 mm (26); 23. VI. 98 mm (18). Aus dem Wurzelstumpf von 2 mm Durchmesser hatte sich ein Kallus von 3 mm Durchmesser gebildet, aus dem eine Seitenwurzel hervorbricht. 24. VI. 105 mm (7) Wachstumszone ca. 20 mm. Trotz der Seitenwurzelbildung hat das Streckungswachstum des Stumpfes noch nicht aufgehört. 25. VI. 108 mm (3); 26. VI. 108 mm (0). Wachstum kommt also nach 7 Tagen erst zum Stillstand¹⁾.

Bis zum 30. VI., wo der Stumpf seine Länge von 108 mm beibehalten hatte, war die aus dem Kallus gebildete Wurzel nur auf 2 mm Länge ausgewachsen. Um zu ermitteln, ob das Wachstum

¹⁾ Daß Wurzeln ohne Wurzelspitze noch weiter zu wachsen vermögen, wird schon von SACHS (a. a. O., S. 409) angegeben: „Es genügt, daß überhaupt noch wachsende Querzonen vorhanden sind.“ Doch kommt das Wachstum nach \pm kurzer Zeit zum Stillstand. SACHS gibt nur an, daß es nicht wesentlich geändert wird (S. 434) wohl wegen zu kurzer Beobachtungszeit (vgl. weiter S. 66).

des Stumpfes durch die Seitenwurzelbildung also korrelativ zum Stillstand kam oder die Seitenwurzel sich bildete, weil der Stumpf infolge der Verletzung sein Wachstum einstellte, wurde am 30. VI. das ganze Kallusstück von 6 mm Länge vom Stumpf abgetragen. Dieser hatte nunmehr eine Länge von 102 mm. Bis 17. VII. trat weder eine neue Seitenwurzel auf, noch nahm der Stumpf das Streckungswachstum wieder auf. Offenbar ist also das Wachstum des Stumpfes durch die Entfernung der Spitze zum Stillstand gekommen, obwohl die wachsende Region größer als das entfernte Stück war; ferner war zu dem Zeitpunkt der Seitenwurzelbildung der Stumpf nahezu ausgewachsen und am 30. VI. nicht mehr imstande das Wachstum wieder aufzunehmen.

Eine Dekapitierung von 18 mm bei einer anderen kräftigen Hauptwurzel (V_9) von 718 mm Länge zeigte am anderen Tage (nach 24 Std.) noch einen Zuwachs von 182 mm. (Die Wachstumszone war zwischen 300 und 350 mm Länge festgestellt worden.) Als die Wurzel am nächsten Tage (20. VI.) um weitere 344 mm gekürzt wurde (also im ganzen um $18 + 344 = 362$ mm), so daß sie nur noch 547 mm Länge besaß, fand in der Folge kein Zuwachs mehr statt. Dieser Zustand dauerte unverändert bis zum 26. VI., wo über dem Stumpf, ohne daß es dort zur Kallusbildung kam, in einer ca. 10 mm langen Zone über der Schnittfläche 3 Seitenwurzeln in verschiedener Höhe austrieben. Sie waren am 29. VI. 7, 7 und 5 mm lang und bis zum 30. VI. auf 17, 15 und 11 mm gewachsen.

Diese Seitenwurzeln wurden am 30. VI. abgeschnitten, ohne daß der Stumpf von 547 mm dadurch in erneutes Streckungswachstum eintrat.

Später (9. II.) kamen noch 2 weitere Seitenwurzeln (Ersatzwurzeln) ca. 15 mm und 18 mm über dem Stumpfende zum Durchbruch. (Vgl. w. u. S. 75.)

B. *Luffa cylindrica* ROEM.

Gleichzeitig wurden auch Wurzelmessungen an den langen Luftwurzeln von *Luffa cylindrica* ROEM. ausgeführt, die sich im gleichen Gewächshaus befand.

Sie ist nach COGNIAUX u. HARMS (a. a. O., S. 62) syn. mit *L. aegyptiaca* MILL. Auch die 1928 erhaltene *Luffa gigantea* o. A. erwies sich als eine starkwüchsige Form von *cylindrica*.

Das rasche Zerfließen der anfangs verwandten Markierung durch chinesische Tusche machte sich hier besonders störend geltend. Es

gelang aber mit Elfenbeinschwarz auch hier zuverlässige und haltbare Marken anzubringen.

Einige Auszüge aus den Protokollen.

L_4 war am 24. VI. 1375 mm lang. In der Folge wurden gemessen:

Datum	Gesamtlänge	Zuwachs	Wz ¹⁾
25. VI.	1450 mm	(75)	80
26. VI.	1527 "	(77)	80
27. VI. mitt. 12 ⁴⁰	1611 "	(84)	ca. 80
28. VI.	1683 "	(72)	ca. 70
29. VI.	1765 "	(82)	ca. 75
30. VI.	1846 "	(81)	ca. 90
30. VI. abds. 8 ⁴⁰	1908 "	(62)	} (102)
1. VII.	1948 "	(40)	
1. VII. abds. 8 ⁴⁰	1980 "	(32)	} (63) ca. 70
2. VII.	2011 "	(31)	
2. VII. abds. 8 ⁴⁰	2045 "	(34)	} (64) ca. 50
3. VII.	2075 "	(30)	
3. VII. abds. 8 ⁴⁰	2095 "	(20)	} (42) ca. 40
4. VII.	2117 "	(22)	

L_7 war am 22. VI. 1392 mm lang. In der Folge wurden gemessen:

Datum	Gesamtlänge	Zuwachs	Wz
23. VI.	1443 mm	(51)	ca. 70
24. VI.	1553 "	(90)	
25. VI.	1616 "	(63)	ca. 80
26. VI.	1683 "	(67)	ca. 65
27. VI. mitt. 12 ⁴⁰	1757 "	(74)	ca. 70
28. VI.	1817 "	(60)	ca. 65
29. VI.	1910 "	(93)	105
30. VI.	1991 "	(81)	110

L_{10} war am 1. VII. vorm. 8⁴⁰ 937 mm lang. In der Folge wurden gemessen:

Datum	Gesamtlänge	Zuwachs	Wz
1. VII. abds. 8 ⁴⁰	973 mm	(36)	} 64 40
2. VII. vorm. 8 ⁴⁰	1001 "	(28)	
2. VII. abds. 8 ⁴⁰	1035 "	(34)	} 69 ca. 40
3. VII. vorm. 8 ⁴⁰	1070 "	(35)	
3. VII. abds. 8 ⁴⁰	1107 "	(37)	} 74 ca. 40
4. VII. vorm. 8 ⁴⁰	1144 "	(37)	

L_{11} war am 1. VII. vorm. 8⁴⁰ 624 mm lang. In der Folge wurden gemessen:

¹⁾ Unter Wz ist auch hier die Länge der wachsenden Zone in Millimeter gemeint, die seit der letzten Messung durch Verschiebung der Markierung Wachstum noch erkennen ließ.

Datum	Gesamtlänge	Zuwachs	Wz
1. VII. abds. 8 ⁴⁰	687 mm	(63)	} 107 ca. 50
2. VII. vorm. 8 ⁴⁰	731 "	(44)	
2. VII. abds. 8 ⁴⁰	789 "	(58)	} 116 ca. 50
3. VII. vorm. 8 ⁴⁰	847 "	(58)	
3. VII. abds. 8 ⁴⁰	915 "	(68)	} 134 ca. 50
4. VII. vorm. 8 ⁴⁰	981 "	(66)	

L_{12} war am 1. VII. vorm. 8⁴⁰ 1281 mm lang. In der Folge wurden gemessen:

Datum	Gesamtlänge	Zuwachs	Wz
1. VII. abds. 8 ⁴⁰	1312 mm	(31)	} 59 ca. 60
2. VII. vorm. 8 ⁴⁰	1340 "	(28)	
2. VII. abds. 8 ⁴⁰	1370 "	(30)	} 62 ca. 40
3. VII. vorm. 8 ⁴⁰	1402 "	(32)	
3. VII. abds. 8 ⁴⁰	1425 "	(23)	} 44 ca. 40
4. VII. vorm. 8 ⁴⁰	1446 "	(21)	

Diese wenigen Angaben lassen zur Genüge erkennen, daß der tägliche Zuwachs ebenfalls Schwankungen unterliegt, die z. T. sehr beträchtlich sein können (bei L_4 zwischen 102 und 42, bei L_7 zwischen 93 und 51). Worauf diese zurückzuführen sind, konnte nicht ermittelt werden. Offenbar spielen Temperatur und Feuchtigkeit auch hier eine Rolle. Auffallend war die stetige Abnahme bei L_4 von 102 auf 42 mm. Bei ihr brach am 7. VII., als sie inzwischen auf 2290 mm angewachsen war, 285 mm über der Spitze eine Seitenwurzel von 1 mm Länge durch, die wahrscheinlich das Wachstum der Hauptwurzel störte. Die noch ca. 90 cm über dem Boden befindliche Spitze wies keinerlei Verletzung auf. Solchen derzeit unerklärlichen Wachstumstillstand, auch ohne daß in einer austreibenden Seitenwurzel die Erklärung dafür gesehen werden konnte, haben wir bei *Luffa* einige Male beobachtet¹⁾. Während bei *Vitis* an der Hauptwurzel Seitenwurzeln erst angelegt wurden, wenn die Spitze verletzt wurde, oder sie durch Einleiten in Erde oder Wasser (Eingipsen wirkte wie Dekapitierung) eine Wachstumshemmung erfuhr, wurden in den Luftwurzeln von *Luffa* Seitenwurzeln bereits in größerer Anzahl als latente Anlagen, äußerlich aber nicht wahrnehmbar, gefunden. In der Regel folgt aber auch hier das Auswachsen derselben den gleichen Gesetzen wie bei *Vitis*.

Auch bei *Luffa*-Wurzeln war eine stetige gleichförmige Abnahme des Zuwachses in den einzelnen Querzonen von der Spitze

¹⁾ Vgl. auch Jost (a. a. O., S. 637) und L_2 in Tab. B. (Diese zeigte vom 17. VI. bis zum 4. VII. folgenden Tageszuwachs: 62, 34, 66, 53, 40, 52, 59, 52, 61, 74, 58, 73, 54, 52, 40, 10, 2.)

Tabelle B. Wachstum von *Luffa*-Wurzeln bei Tag und Nacht.

Datum und Zeit	Mittlere Tages- oder Nacht-temp.	L ₄ Länge (Zu- wachs)	Zuwachs in 24 Stunden	Wz	L _{1,0} Länge (Zu- wachs)	Zuwachs in 24 Stunden	Wz	L _{1,1} Länge (Zu- wachs)	Zuwachs in 24 Stunden	Wz	L _{1,2} Länge (Zu- wachs)	Zuwachs in 24 Stunden	Wz	L ₂ Länge (Zu- wachs)	Zuwachs in 24 Stunden	Wz
30. VI. absds. 8 ⁴⁰	T 29°	1908 (62)	102	90	912	64	40	624	107	50	1281	59	60	932 (34)	52	
1. VII. vorm. 8 ⁴⁰	N 24°	1948 (40)		70	937 (25)		40	687 (63)		50	1312 (31)		60	950 (18)		
1. VII. absds. 8 ⁴⁰	T 32°	1980 (32)	63	70	973 (36)	69	40	731 (44)	116	50	1340 (28)	62	40	974 (24)	40	
2. VII. vorm. 8 ⁴⁰	N 24°	2011 (31)		50	1001 (28)		40	789 (58)		50	1370 (30)		40	990 (16)		
2. VII. absds. 8 ⁴⁰	T 33°	2045 (34)	64	50	1035 (34)	74	40	847 (58)	134	50	1402 (32)	44	40	996 (6)	10	
3. VII. vorm. 8 ⁴⁰	N 25°	2075 (30)		40	1070 (35)		40	915 (68)		50	1425 (23)		40	1000 (4)		
3. VII. absds. 8 ⁴⁰	T 32°	2095 (20)	42	40	1107 (37)	42	40	963 (66)		50	1446 (21)			1002 (2)	2	
4. VII. vorm. 8 ⁴⁰	N 25,6°	2117 (22)		40	1114 (37)		40			50			40	1002 (0)		

Tabelle C. Wurzelwachstum von *Cissus quadrangularis* L.
Nur Zuwachszahlen aufgeführt.

Datum und Zeit	Zwischen der letzten Messung sind verstrichen Stunden	C ₁	C ₂	C ₃	C ₄	Ersatzwurzeln von C ₅		Mittlere Tagestemp.	Aus Tagestemperaturen um				
						C _{6A}	C _{6B}		6 ⁴⁵	9 ⁰⁰	1 ⁰⁰	3 ⁰⁰	5 ³⁰
26. X. vorm. 9 ⁰⁰								20,5°	—	29°	30°	31°	28°
27. X. vorm. 9 ⁰⁰	24	9	13	9	8	9	12	20,5°	19°	29°	31°	30°	28°
28. X. vorm. 9 ⁰⁰	24	11	15	11	10	12	14	20,5°	22°	30°	32°	30°	25°
29. X. wurde nicht gemessen	2 × 24	12	18	12	12	12,5	15	30°	21°	31°	34°	32°	22°
30. X. vorm. 9 ⁰⁰		12	18	12	12	12,5	15	21°	19°	21°	23°	21°	20°
30. X. nachm. 4 ⁰⁰	7 Tagesstund.	3	18 dekaptiert	5	12 dekaptiert								
31. X. vorm. 9 ⁰⁰	17 Nachstund.	7	9	13	1	4	5						
1. XI. vorm. 9 ⁰⁰	24	5	3	13	0	11	9	25°	22°	24°	28°	27°	21°
2. XI. vorm. 9 ⁰⁰	24	2	1	14	—	10	12	21°	24°	23°	21°	21°	20°

aufwärts festzustellen. Das Maximalwachstum wurde in einer Zone etwa 3 mm unter der Spitze festgestellt.

Wie aus Tab. B zu entnehmen ist sind die Wachstumsunterschiede zwischen Tag und Nacht geringer als bei *Vitis*. Sie waren für L_4 , L_{10} , L_{11} , L_{12} am Tage des 1. VII. etwas größer als nachts, an den beiden folgenden Tagen aber fast gleich. Auch mit *Luffa* wurden im selben Gewächshaus Verdunkelungen während des Tages durchgeführt, indem die Wurzeln von ihrer Insertionsstelle bis zur Spitze in weite hohe aufeinandergesetzte Pappröhren lichtdicht eingeschlossen wurden. Es ergab sich aber kein Unterschied vom normalen Verhalten.

C. Cissus quadrangularis L.

Eine Reihe von sonnigen warmen Herbsttagen gab Veranlassung ergänzungsweise Wurzelmessungen an den Luftwurzeln von *Cissus quadrangularis* L. im Nepentheshaus anzustellen.

Die Wachstumszone war bei allen daraufhin untersuchten 4 Haupt- und 2 Ersatzwurzeln 15–18 mm lang. Auch hier kamen Schwankungen im Tageszuwachs () vor. Die Messungen wurden, wenn nicht ausdrücklich anders angegeben, jedesmal um 9 Uhr vormittags ausgeführt.

	Datum	Gesamtlänge	Zuwachs
C1	26. X.	648 mm	
	27. X.	657 "	(9)
	28. X.	668 "	(11)
	30. X.	692 "	(24) } täglich also (12)
	30. X. nachm. 4 ⁰⁰	695 "	(3) in 7 Tagstdn. }
	31. X.	699 "	(4) in 17 Nachtstdn. } (7)
	1. XI.	704 "	(5)
	2. XI.	706 "	(2) Wachstum kommt zum Stillstand, ohne daß der Erdboden erreicht war.
C2	26. X.	795 mm	
	27. X.	809 "	(13)
	28. X.	824 "	(15)
	30. X.	860 "	(36) also täglich (18), die letzten 5 mm werden entfernt, also
Stumpf	30. X.	855 mm	
	30. X. nachm. 4 ⁰⁰	858 "	(3) in 7 Tagstdn. }
	31. X.	864 "	(6) in 17 Nachtstdn. } (9)
	1. XI.	867 "	(3)
	2. XI.	868 "	(1) Wachstum kommt zum Stillstand.

	Datum	Gesamtlänge	Zuwachs
C ₃	26. X.	436 mm	
	27. X.	445 "	(9)
	28. X.	456 "	(11)
	30. X.	480 "	(24) also täglich (12)
	30. X. nachm. 4 ⁰⁰	485 "	(5) in 7 Tagstdn. } (13)
	31. X.	493 "	(8) in 17 Nachtstdn. }
	1. XI.	506 "	(13)
	2. XI.	520 "	(14)
C ₄	26. X.	283 mm	
	27. X.	291 "	(8)
	28. X.	301 "	(10)
	30. X.	325 "	(24) also täglich (12), die letzten 5 mm werden abgeschnitten, also:
Stumpf	30. X.	320 mm	
	30. X. nachm. 4 ⁰⁰	321 "	(1)
	31. X.	321 "	(0)
	1. XI.	321 "	(0) Hier bewirkte die Abtragung von einem Drittel der Wachstumszone Aufhören des Wachstums.

2 Ersatzwurzeln derselben Luftwurzel C₅

	Datum	Gesamtlänge	Zuwachs
C _{5A}	26. X.	463 mm	
	27. X.	472 "	(9)
	28. X.	484 "	(12)
	30. X.	509 "	(25) also täglich (12,5)
	30. X. nachm. 4 ⁰⁰	513 "	(4) in 7 Tagstdn. } (11)
	31. X.	520 "	(7) in 17 Nachtstdn. }
	1. XI.	531 "	(11)
	2. XI.	541 "	(10)

Die etwa 1 cm tiefer am Stumpfe inserierte Ersatzwurzel B zeigte folgenden Zuwachs:

	Datum	Gesamtlänge	Zuwachs
C _{5B}	26. X.	320 mm	
	27. X.	332 "	(12)
	28. X.	346 "	(14)
	30. X.	376 "	(40) also täglich (15)
	30. X. nachm. 4 ⁰⁰	381 "	(5) in 7 Tagstdn. } (14)
	31. X.	390 "	(9) in 17 Nachtstdn. }
	1. XI.	403 "	(13)
	2. XI.	415 "	(12)

In der Tabelle C sind die Zuwachsgrößen in Verbindung mit der mittleren Tagestemperatur übersichtlich zusammengestellt. Es folgten auf die sehr heißen sonnigen Tage vom 26., 27., 28. und

29. X. ein Regentag (30. X.), an dem die Temperatur im Mittel um 9° fiel, darauf am 31. X. ein wärmerer Tag, auf den wieder ein kühler folgte.

Angesichts so schroffer Temperaturschwankungen waren ebensolche Wachstumsschwankungen zu erwarten. Wenn wir aber von der offenbar nicht ganz normalen Wurzel C₁, die am 2. XI. bereits, ohne den Erdboden erreicht zu haben, ihr Wachstum einstellte, sowie von den dekapitierten Wurzeln C₂ und C₄ absehen, so ergibt sich hier kein merklicher Unterschied, der auf einen sofortigen Einfluß der Temperatur schließen ließe (bei C₃ eine kleine Steigerung um 1 mm; bei den Seitenwurzeln, die sich im übrigen ganz wie Hauptwurzeln verhielten, eine ebenso große Abnahme des Wachstums). Die Zwischenmessung am 30. X. nachm. 4 Uhr bezweckte das Wachstum am Tage gegenüber der Nacht zu vergleichen.

In 7 Tagstdn. wuchsen	C ₁ um 3 mm (0,43)	C ₃ um 5 mm (0,71)	C _{5A} um 4 mm (0,57)	C _{5B} um 5 mm (0,71)
wohingegen d. Zuwachs in 17 Nachtstdn. betrug:	4 mm (0,24)	8 mm (0,47)	7 mm (0,41)	9 mm (0,52)

Die Umrechnung pro Stunde (in Klammern) zeigt, daß der Zuwachs während der Nachtzeit durchgehends ein etwas geringerer war. Es könnten aber ebensogut ganz andere Gründe als Lichtverhältnisse, wie das jeden Tag am Morgen durch die Gärtner erfolgte Spritzen, das die Pflanzen tagsüber reichlicher mit Wasser versorgte, dies verursacht haben.

D. *Cissus velutinus* LINDEN.

Von *Cissus velutinus* LINDEN wurden im Frühjahr 1928 eine Pflanze im Victoriahaus ausgepflanzt. Sie begann Ende Mai an einem Pfeiler emporzuwachsen und Luftwurzeln zu bilden, die gleich denen von *Cissus repens* sehr dünn, im oberen ausgewachsenen Teil grün, im unteren jüngeren Teil durch Anthocyan intensiv rot gefärbt waren.

An 2 kräftigen Luftwurzeln von A 47 cm und B 15 cm Länge wurde das Wachstum und die Größe der Wachstumszone Wz ermittelt.

Wachstum vom	Luftwurzel A			Luftwurzel B		
	Tageszuwachs in mm	Wz in cm	Gesamtlänge d. Wurzel in cm	Tageszuwachs in mm	Wz in cm	Gesamtlänge d. Wurzel in cm
26.—27. VII.	61		47	52		
27.—28. VII.	74			51		
28.—29. VII.	58			40		
29.—30. VII.	40			25		
30.—31. VII.	72	ca. 5 ¹⁾		50	4 < 3 ¹⁾	
31. VII.—2. VIII.	190:2 = 95			127:2 = 63,5		
2.—3. VIII.	96	10 < 8 ²⁾	109	50	6 < 4 ²⁾	58
3.—4. VIII.	150			80		
4.—6. VIII.	267:2 = 133,5			185:2 = 92,5		
6.—7. VIII.	71			64		
7.—9. VIII.	141:2 = 70,5		172	192:2 = 96		109
9.—10. VIII.	53	5 < 4 ³⁾		112	12 < 14 ³⁾	

¹⁾ Die Wurzeln waren zur Feststellung der Streckungszone (Wz) von der Spitze mit Zentimetermarkierung versehen worden. Trotz des großen Tageszuwachs von A = 72 mm und B = 50 mm war die Wachstumszone nur 50 resp. 35 mm groß. Auffallend und übereinstimmend bei beiden Wurzeln war der Rückgang des Wachstums an den zwei kühlen Regentagen vom 28. und 29. VII., die inmitten eine Reihe von sehr heißen, wolkenlosen fielen.

²⁾ Die in 2 cm Abständen von der Spitze angebrachten Marken wiesen am 3. VIII. folgende Abstände in mm auf. A. 48; 51; 45; 30; 22; 20; 20; 20; ... bei B 50; 37; 23; 20; 20; 20; ... woraus die Wachstumszone sich bei A als größer als 8 cm und kleiner als 10 cm, für B zwischen 4 cm und 6 cm ergab.

³⁾ Am 9. VIII. zentimeterweise von der Spitze markiert, ergab am 10. VIII. folgende Markenabstände von der Spitze beginnend: bei A 47; 21; 13; 11; 11; 10; 10; 10; ... bei B, die jetzt stärker wuchs als A: 32; 33; 32; 25; 20; 16,5; 15; 13; 11; 11; 11; 10; 10; 10; ... Die Streckungszone (Wz) lag bei A zwischen 4 und 5 cm bei B dagegen zwischen 11 und 12 cm.

Es verteilte sich also hier das Wachstum über eine Strecke, die ungefähr die Größe des täglichen Wachstums betrug.

2. Wachstumsänderungen beim Wechsel des Außenmediums.

Es galt zunächst festzustellen, in welcher Weise das Wachstum der Luftwurzel eine Änderung erfährt, wenn sie im Boden Fuß gefaßt hatte. Zu diesem Zwecke wurden die Wurzeln, die markiert worden waren, entweder vorsichtig ausgegraben oder an der Glasscheibe eines mit lockerer gesiebter Lauberde beschickten Sachschen Wurzelkastens (meist mit horizontal liegender Spitze eingeleitet) beobachtet. Die Lage der Spitze wurde durch Markierung auf der Glasscheibe festgelegt. Da die Wachstumszone der Wurzel bei Ampelideen und *Luffa* sehr lang war und sich erst allmählich verkürzte (s. d. Versuche) durfte, um Stauchungen der Wurzel zu vermeiden, immer nur ein kleiner Teil der Spitze eingeleitet werden und mußte die Streckung des noch über Erde befindlichen Wurzelteils für den Zuwachs berücksichtigt werden.

Vor der Einleitung mußte die Wurzel nach der bereits bekannten Methode einige Tage auf ihr Luftwachstum geprüft werden. Wenn für die Erdkastenversuche genügend lange intakte Luftwurzeln fehlten, wurden Ersatzwurzeln verwandt, die sich genau so verhielten.

Diese Versuche wurden auch auf die Frage nach dem Einfluß des Wassers auf die Änderung des Wachstums ausgedehnt.

A. *Vanilla planifolia*.

Aus jedem Blattknoten einer kräftigen an horizontalem Draht gezogenen Pflanze tritt extraaxillar einen Winkel von 90° mit der Blattmediane bildend, eine haptotropisch empfindliche meist kurz bleibende Haftwurzel (die gelegentlich auch zu einer Luftwurzel auswächst). Die eigentlichen, lang herunter wachsenden, von Anfang an kräftigeren Nährwurzeln stehen zwischen Haftwurzel und Blattinsertion. Ihr Wachstum war Gegenstand einiger Messungen. Zwei Nährwurzeln A und B wurden am 30. IX. 1926 markiert und ihr Wachstum im feuchten Gewächshaus in Luft bis 15. X. verfolgt.

Datum	A	Gesamt- zuwachs	Tages- durchschn.	B	Gesamt- zuwachs	Tages- durchschn.
30. IX.	424 mm	124 mm	20,6 mm	586 mm	144 mm	24,0 mm
6. X.	548 "	143 "	20,4 "	730 "	166 "	23,7 "
13. X.	691 "	41 "	20,5 "	896 "	46 "	23,0 "
15. X.	732 "			942 "		

Der Zuwachs bei beiden Wurzeln war außerordentlich gleichmäßig. Sie werden beide am 15. X. in einen hohen mit gesiebter Lauberde gefüllten Glaszylinder mit der Spitze nach unten eingeführt, am 8. XI. vorsichtig ausgegraben, gewaschen und gemessen. Während dieser Zeit hatte sich der gesamte in Erde befindliche Teil mit Ausnahme der etwa 25 mm langen Spitze mit einem dichten Wurzelhaarfilz bedeckt. Im oberen Teil hatte auch jede Wurzel einige kleine Nebenwurzeln getrieben. Das Gesamtwachstum während 24 Tagen vom 15. X.—8. XI. in feuchter Erde betrug bei A 179 mm (von 732 auf 911), was einen Tagesdurchschnitt von 7,5 mm ergab, bei B 164 mm (von 942 auf 1106), also im Durchschnitt täglich 6,8 mm.

Am 8. XI. wurde A zwecks Untersuchung abgeschnitten, B in den von Erde entleerten Glaszylinder frei hängend eingeleitet, dessen Boden zur Erreichung einer größeren Luftfeuchtigkeit 2 cm hoch mit Wasser bedeckt wurde.

Die neu markierte Wurzel B zeigte vom 8. XI.—10. XI. je einen Tageszuwachs von 2 mm. Bis 30. XI. hatte sich um den Neuzuwachs ein 6 cm langer dichter weißer Wurzelhaarfilz gebildet. Die 9 mm lange sehr schlanke Spitze war wurzelhaarfri. Sie zeigte vom 30. XI.—2. XII. einen Gesamtzuwachs von 8 mm (während eine 19 cm über der Spitze abgehende in der Erde noch zum Durchbruch gekommene Seitenwurzel einen Gesamtzuwachs von 6 mm in diesen 2 Tagen zeigte). Vom 2. XII.—9. XII. Gesamtzuwachs der Hauptwurzel B 47 mm (der Seitenwurzel 28 mm), also auch hier ein Ansteigen.

Das Wachstum der beiden Luftwurzeln A und B ergab also folgende Werte:

A in Luft	vom 30. IX. — 6. X.	(6 T.)	durchschn. Tageszuw.	20,6 mm
"	6. X. — 13. X.	(7 T.)	"	20,4 "
"	13. X. — 15. X.	(2 T.)	"	20,5 "
in Erde	15. X. — 8. XI.	(24 T.)	"	7,4 "
B in Luft	30. IX. — 6. X.	(6 T.)	"	24 "
"	6. X. — 13. X.	(7 T.)	"	23,7 "
"	13. X. — 15. X.	(2 T.)	"	23,0 "
in Erde	15. X. — 8. XI.	(24 T.)	"	6,8 "

wieder in feuchte Luft vom	8. XI. — 9. XI. (1 T.)	durchschn. Tageszuw.	2 mm
"	9. XI. — 10. XI. (1 T.)	" "	2 "
"	30. XI. — 2. XII. (2 T.)	" "	4 "
"	2. XII. — 9. XII. (7 T.)	" "	6,7 "
"	9. XII. — 14. XII. (5 T.)	" "	7,2 "

Es fand also in Erde eine bedeutende Herabminderung des Längenwachstums statt, die wie B zeigte nach 24 Tagen gemessen nur etwa 10 Proz. des Luftwachstums betrug. Aus dem bei A mit 7,4 (bei B mit 6,8 mm) errechneten hohen Durchschnitt ergibt sich auch, daß dieses Abklingen sehr allmählich erfolgt. Es hat bei A am 8. XI. das Tageswachstum nur wenig über 2 mm betragen. In feuchte Luft zurückgebracht trat allmählich wieder eine Steigerung des Wachstums ein und wuchs die Wurzel vom 9. XII.—14. XII. um weitere 36 mm. Als sie am 14. XII. mit der Spitze in einen Wurzelkasten eingeleitet wurde, vertrocknete sie in dem noch über dem Boden befindlichen Teile, der im Glashafen bei höherer Luftfeuchtigkeit gewachsen und sich mit Wurzelhaaren bedeckt hatte. Die Wurzel war in diesem Teil trotz der feuchten Gewächshausluft gegen Transpirationsverluste empfindlicher geworden.

B. *Norantea guyanensis* AUBL.

Diese Marcgraviacee klettert an der Mauer des Palmenhauses hinauf und entsendet mehrere Meter lange Luftwurzeln, die meist schräg unter Winkeln von 40—70° an der Mauer abwärts wachsen, sich dort auch mit Wurzelhaaren anheften und dabei auch deutlich hydrotropisch reagieren. Der Hydrotropismus überwiegt dabei den wahrscheinlich nur schwach ausgebildeten Geotropismus (denn sie wuchsen selbst horizontal an der Innenseite des Torbogens nach dem Nutzpflanzenhaus hin).

Luftwurzel A ca. 3,20 m lang. Wachstumszone größer als 1 cm, kleiner als 2 cm wuchs in 3 Tagen um 55 mm, täglich im Durchschnitt 18,3 mm.

Luftwurzel B wuchs vom	3. IX. — 6. IX.	um 17 mm	durchschnittlich	5,7 mm
"	6. IX. — 9. IX.	" 24 "	"	8,0 "
"	9. IX. — 14. IX.	" 32 "	"	6,4 "
"	14. IX. — 30. IX.	" 131 "	"	8,2 "

Am 31. VIII. wurde eine Luftwurzel von 2,80 m Länge mit der Spitze horizontal in einen Sachsschen Wurzelkasten eingeleitet. Sie wuchs bereits am 2. IX. in schwachem Bogen abwärts und behielt

die eingeschlagene Richtung von ca. 45° abwärts bei, bis sie am 30. IX. abgeschnitten und gemessen wurde. Sie zeigte

vom 2. IX.—14. IX. einen Zuwachs von 54 mm : 12 = 4,5 täglicher Zuwachs
 „ 14. IX.—30. IX. einen solchen von 142 mm : 16 = 7,2 „ „

Eine weitere Wurzel (Ersatzwurzel von 718 mm Gesamtlänge) wird am 2. IX. an der entgegengesetzten Glaswand des Kastens ebenfalls mit horizontal liegender Spitze eingeführt. Sie wächst unter 40° abwärts und erreicht am 30. IX. eine Gesamtlänge von 882 mm, in 28 Tagen also einen Zuwachs von 164 mm, täglich im Durchschnitt 5,9 mm. In der kurzen Zeit des Versuches war also keine wesentliche Änderung der Wachstumsintensität in Erde eingetreten. Es wurde der Versuch deshalb mit einer weiteren ca. 3 m langen Wurzel am 27. VII. 1928 wiederholt, die in ein mit gesiebter Lauberde gefülltes 55 cm langes und 12 cm weites Bambusrohr eingeleitet wurde. Sie wuchs in den 2 vorhergehenden Tagen um 23 mm, also im Durchschnitt täglich 11,5 mm bei einer Wachstumszone, die noch unter 2 cm betrug. Die Wurzel hatte am 22. IX. 1928 noch nicht das untere Ende des Rohres erreicht und wurde ausgegraben. Sie besaß 4 mm Durchmesser über der Erde. 21 cm oberhalb der Spitze trat die erste Seitenwurzel auf. Es folgten 66 ziemlich kräftige Seitenwurzel auf einer Strecke von 18 cm. In den 87 Tagen (von 27. VII.—22. IX.) war die Wurzel in Erde um 344 mm gewachsen, was einem Tagesdurchschnittswerte von 3,95 mm entspricht. Es war also auch hier eine Wachstumsminde- rung in Erde erfolgt. Dabei war die Erde nicht sehr naß gehalten worden. Im unteren Teil des Rohres war sie sogar ziemlich trocken gewesen.

C. Araceenwurzeln.

Hatten die bisherigen Einleitungsversuche in anderen Familien bewiesen, daß mit Erreichen des Bodens bei der Luftwurzel eine Minderung des Wachstums unter Verkürzung der Wachstumszone Platz greift, so schienen die Araceen eine Ausnahme davon zu machen.

a) *Syngonium podophyllum* SCHOTT.

Bei einer am 2. IX. 1926 mit 932 mm Gesamtlänge gemessenen Nährwurzel war der Tageszuwachs 19 mm (die wachsende Zone zwischen 20 und 25 mm lang). Vom 3.—9. IX. wuchs sie in Luft um 133 mm, täglich also durchschnittlich 22,1 mm. Am 9. IX. wird sie mit der Spitze horizontal in den verdunkelten Sachsschen Wurzelkasten eingeleitet und wächst darin unter einem Winkel von ca. 60°

abwärts. Zwischen 14. und 25. IX. (11 Tage), wo sie abgeschnitten wird, ist sie um 235 mm weitergewachsen, was einem Tagesdurchschnitt in Erde von 21,4 mm entspricht. Es wäre also hier nur eine geringe Wachstumsverringern in Erde (0,7 mm) eingetreten. Eine kräftige Ersatzwurzel (einer verletzten Luftwurzel) von 540 mm Gesamtlänge zeigte bei einer Wachstumszone zwischen 20 und 25 mm Länge bis 9. IX. 1926 einen durchschnittlichen Tageszuwachs von 15 mm (90 mm in 5 Tagen). Sie wird am 9. IX. in einen Topf mit Erde eingeleitet und weist am 25. IX. eine Gesamtlänge von 897 mm auf, demnach einen Zuwachs in 16 Tagen in Erde von 267 mm oder 16,7 mm durchschnittlich.

In denselben Topf (dessen Erde am 25. IX. sehr trocken war) wurden am 10. IX. zwei weitere Luftwurzeln Nr. A und B eingeleitet, von denen Nr. A (1948 mm lang, tags vorher in Luft 18 mm gewachsen war) in den folgenden 15 Tagen in Erde 252 mm = 17 mm täglich wuchs, B von 1580 mm Länge mit einem Tageszuwachs in Luft von 22 mm in den folgenden 15 Tagen in Erde auf 2081 mm anwuchs, was einem durchschnittlichen Tageszuwachs von 32 mm entspricht. Demnach zeigte A eine geringe Abnahme des Wachstums um 1 mm, B dagegen eine beträchtliche Zunahme um 10 mm! Eine weitere Luftwurzel von 58 mm Länge zeigte vom 9. VII. bis 13. VII. in Luft einen Gesamtzuwachs von 52 mm, durchschnittlich täglich also von 13 mm. Vom 15. VII.—11. IX. wuchs sie in 58 Tagen in Erde um 640 mm also durchschnittlich um 11 mm täglich.

Das Erdwachstum war hier um 15,4 Proz. (11:13) gemindert.

Eine am 15. V. mit der Spitze in ein Glas mit Wasser eingeleitete Luftwurzel kommt erst am 8. August zum Wachstumsstillstand. Die Resistenz gegen schroffe Feuchtigkeitsschwankungen, gegen die die Ampelideen- und *Luffa*-Wurzeln sehr empfindlich waren, ist also hier größer. Vgl. dazu auch den späteren Versuch mit *Philodendron Selloum* (S. 31).

b) *Philodendron pinnatifidum* SCHOTT.

An 2 Luftwurzeln, A von 85 cm und B von 105 cm Länge, wird das Tageswachstum vom 21.—24. IV. in Luft festgestellt und jede am 24. IV. in ein senkrechtes mit Erde (von $\frac{1}{2}$ Torfmull, $\frac{1}{2}$ gesiebte Lauberde) beschicktes weites Bambusrohr eingeleitet, dessen Diaphragmen durchstoßen waren und unteres Ende durch ein weitmäschiges Drahtsieb verschlossen war. Die Bambusrohre waren an Pfählen so aufgestellt, daß beim Heraustreten der Wurzeln am unteren Ende, diese markiert und gemessen werden konnten.

Wurzel A wuchs in Luft

vom 21.—23. IV. um 69 mm, täglicher Zuwachs 34,5 mm,

„ 23.—24. IV. „ 33 „ „ „ 33,0 „

bei einer Wachstumszone von ca. 7 cm.

Die am 24. IV. mittags eingeleitete Luftwurzel brauchte 65 Tage, um den Erdzylinder zu durchwachsen. Es erschien die Spitze am 27. VI. wieder am unteren Ende. Vom 28. VI., wo ihre herausragende Spitze gemessen wurde, wuchs sie bis 30. VI. täglich je 28 mm, vom 30. VI.—2. VII. je täglich 29 mm, vom 2.—3. VII. 30 mm bei einer Wachstumszone von 3,5 cm Länge. Die am 3. VII. durch Öffnen des Bambusrohres freigelegte Wurzel hatte sich in der Erde stark verzweigt. Bis auf eine bogenförmige Krümmung war sie aber sonst gerade abwärts im Rohr gewachsen. Der während der 65 Tage Erdwachstum erreichte Zuwachs betrug 1447 mm, also durchschnittlich täglich 22 mm, was gegen 33 mm vor Beginn des Erdwachstums eine durchschnittliche Verminderung auf etwa $\frac{2}{3}$ bedeutet. Die Wachstumszone hatte sich auf etwa die Hälfte verkürzt.

Die Erde war reichlicher durchfeuchtet worden als bei dem gleichzeitigen Einleitungsversuch mit Wurzel B.

Wurzel B von 105 cm Länge in Luft zeigte vom 21.—23. IV. einen Gesamtzuwachs von 56 mm, also täglich durchschnittlich 28 mm. Die bis 7 cm aufwärts der Spitze markierte Wurzel ergab eine Wachstumszone von über 60 mm.

Die Zentimetermarken waren auseinandergerückt

von	10	10	10	10	10	10	10	10	> Spitze
auf	10	12	14	19	24	25	20	> Spitze.	

Eine neue $\frac{1}{2}$ cm-Markierung ergab für den Tageszuwachs 23. bis 24. IV. von wiederum 28 mm Größe eine Wachstumszone von ca. 65 mm Länge. Sie wird am 24. IV. in ein anderes Bambusrohr mit lockerer Erdmischung ($\frac{1}{2}$ Erde, $\frac{1}{2}$ Torfmull) 20 cm tief eingeführt und gut darüber markiert. Die Erdmischung wird nur wenig gegossen. Am 9. VI. erscheint am unteren Ende des Bambusrohres die Spitze der Wurzel. Sie wird am 11. VI. markiert und ihr Wachstum in den folgenden 2 Tagen festgestellt. Die Spitze wuchs vom 11.—12. VI. um 25 mm, vom 12.—13. VI. um 27 mm, wobei eine Wachstumszone zwischen 3,5 und 4 cm am 13. VI. festgestellt wurde. Am 13. VI. wird die Wurzel nach Abschneiden vorsichtig freigelegt und gemessen. Sie hatte gleich Wurzel A in der Erde Seitenwurzeln getrieben, war aber nicht so gerade gewachsen, sondern zeigte kleine Krümmungen. Sie war in 48 Tagen

in Erde, vom 24. IV.—11. VI.¹⁾, um 1184 mm, also durchschnittlich täglich um **24,7 mm** gewachsen. Es war also in dem lockeren nur mäßig feucht gehaltenen Erdreich nur eine geringe Verkleinerung des Wachstums eingetreten (24,7:28), das sich in der Luft alsbald wieder steigerte. Die Spitze, die auch hier schlanker als vor dem Erdwachstum und grünlich gefärbt war, war im ausgewachsenen Teile mit einem dichten Wurzelhaarfilz bekleidet.

c) *Philodendron Selloum* KOCH.

Eine kräftige horizontal wachsende (also anscheinend ageotrope) Luftwurzel, deren geschwärzte Haubenzellen makroskopisch noch bis 80 mm über die Spitze wahrnehmbar waren, wuchs vom 1.—8. III. um 126 mm, durchschnittlich täglich also **18 mm** bei einer Wachstumszone von ca. 3 cm. Sie wurde am 8. III. mit der Spitze 10 cm tief in einen mit gesiebter mäßig feuchter und etwas angedrückter Erde gefüllten horizontal liegenden 10 cm weiten und ca. 75 cm langen Pappzylinder eingeleitet und an der markierten Einführungsstelle über der Erde befestigt, so daß ein Herausdrücken durch die wachsende Spitze unmöglich wurde. Am 26. IV. erscheint die Wurzelspitze am anderen Ende. Sie war, wie durch genaue Messung des geöffneten Papprohres später festgestellt wurde, vom 8. III.—26. IV., also in 49 Tagen um 616 mm gewachsen, was täglich durchschnittlich **12,6 mm** entspricht.

Die freigelegte Spitze wurde 3 cm weit hinauf markiert. Sie war bis 27. IV. (1 Tag) um weitere 12 mm gewachsen bei einer Wachstumszone von 2,5 cm. Es ist also eine Minderung in Erde von 18 auf 12 mm eingetreten, aber auch hier nicht eine so starke wie bei Erdwurzeln zu erwarten wäre²⁾. Das gilt besonders für die wachsende Region von noch 2,5 cm Länge.

Die Wurzelspitze ist grün, zeigt keine Spur mehr von Anthozyan, ist nicht von einer makroskopisch sichtbaren Haube bedeckt; ihre Gestalt ist schlanker geworden. Vor allem erweist sie sich jetzt als positiv geotropisch und krümmt sich scharf nach unten. Vom 26.—30. IV. wuchs die Spitze wieder in Luft um 61 mm, also durchschnittlich täglich um 15,2 mm, vom 1.—2. V. um 18 mm, vom

¹⁾ Obwohl sie vom 9. VI. wieder in Luft wuchs, konnte ihre Spitze aber zur Feststellung des Tageszuwachses wegen der großen Wachstumszone nicht genügend weit hinauf markiert werden, was erst am 11. VI. erfolgen konnte.

²⁾ Diese Araceen mit starken festen Nährwurzeln sind auch Stauchungen in Erde nicht so ausgesetzt wie die fadenförmigen dünnen Luftwurzeln von Ampelideen, die leicht brechen.

2.—3. V. um 19 mm. Dabei wurde eine Wachstumszone von 3,5 cm festgestellt. Es steigerte sich also wieder das Wachstum, das in Erde etwas zurückgegangen war und damit auch die Länge der wachsenden Region, trotzdem die Wurzel in der Erde 42 Seitenwurzeln von $\frac{1}{2}$ —5 cm Länge getrieben hatte. Vom 3.—11. V. ließen wir die Spitze wieder in feuchter Erde wachsen. Der Zuwachs in diesen 6 Tagen betrug 91 mm, also durchschnittlich täglich 15 mm. Es war also die erwartete Minderung des Wachstums, die wohl in erster Linie auf den Wassergehalt zurückzuführen war, tatsächlich wieder eingetreten.

Eine junge kräftige horizontal gewachsene Luftwurzel von 217 mm Gesamtlänge war in 7 Tagen (26.—31. I. 28) um 67 mm gewachsen, täglich im Durchschnitt also 9,6 mm. Sie war bis 8 cm aufwärts der Spitze von Anthozyan rötlich gefärbt. Sie wird mit der Spitze 1 cm tief in Erde eingeleitet. Am 10. II. zeigte sich, daß sich die Spitze durch eine leichte Verletzung an der Seite, wie später sich ergab, nach aufwärts gekrümmt hatte und wieder an der Oberfläche erschien. Wir ließen die Wurzel am 16. II. wieder frei in Luft wachsen; der Zuwachs war bis Ende Februar wieder normal. Die wieder gesunde Spitze krümmte sich aber nun senkrecht nach unten, so daß die Wurzel jetzt S-Gestalt hatte. Am 1. III. 55 mm über der Spitze markiert, wuchs sie bis 8. III. um 90 mm täglich im Durchschnitt also 13 mm. Sie wird am 8. III. mit der Spitze 8 cm tief in einen 40 cm hohen Glaszylinder mit Wasser eingeleitet. Die weiteren Protokollangaben darüber lauten: 20. III. Wurzelspitze grün, weiter oben rötlich, macht durchaus normalen Eindruck und ist in Wasser in 12 Tagen nach der geradlinigen Entfernung der Tuschemarken an der Glaswand um 105 mm gewachsen (Tagesdurchschnitt 8,9 mm). Vom 20.—22. III. nur ca. 4 mm Zuwachs, also im Durchschnitt 2 mm. Es scheint im Wasser jetzt eine stärkere Wachstumsstörung zu erfolgen. Am 24. III. treten im ausgewachsenen von Wasser bedeckten Teil der Wurzel weiße hyperhydrische Lentizellenwucherungen auf. Am 26. III. erscheint die Wurzelspitze noch durchaus normal. Die Wurzel wächst bis 17. IV., also in weiteren 26 Tagen, um 76 mm, also durchschnittlich täglich 2,9 mm. Vom 2. IV. an wird die Ausbildung eines dichten Wurzelhaarfilzes von ca. 2 cm über die Spitze bis etwa 12 cm aufwärts der Spitze beobachtet. Die am 24. III. aufgetretenen Lentizellen sind noch unverändert. Ende April werden auch Wurzelhaare in dichter weißer aber einseitiger Bürste vom Wasserspiegel bis ca. 4 cm abwärts reichend (ca. 30 cm über die Spitze) in der Lenti-

zellenregion beobachtet. Die Wurzel wächst im Wasser vom 17. bis 24. IV. um 10 mm, also durchschnittlich 1,4 mm täglich weiter. Zur Nebenwurzelbildung ist es bisher nicht gekommen.

Vom 17. IV.—19. VI. (63 Tage) ist sie um 55 mm gewachsen, also durchschnittlich nur noch $\frac{55}{63}$ mm. Die Wurzel ist noch immer unverzweigt und die Spitze von gesundem Aussehen. Ende Juli zeigt die Wurzel im oberen Teil Schrumpfungen in Längsrichtung und wird zwecks anatomischer Untersuchung fixiert (s. anatomischen Teil S. 107). Zweifellos hat das Wasserleben das Wachstum indirekt durch Schädigung der Wurzel zum Erlöschen gebracht.

D. Ampelideenwurzeln.

Vitis pterophora BAK.

Eine kräftige Ersatzwurzel Nr. 1 war am 9. IX. 1926 748 mm lang und wuchs in Luft bis 10. IX., wo sie in Erde eingeleitet wurde, um 65 mm. Vom 14. IX.¹⁾—20. IX. war die Spitze nach den Tuschmarken auf der Glasscheibe des Wurzelkastens um 183 mm (durchschnittlich also um 31 mm) vom 20.—21. IX. um 16 mm vorgeückt. Die Wurzel hatte in diesen 10 Tagen eine konstante Wuchsrichtung von 45° in Erde eingehalten. Am 20. IX. wird sie ausgegraben und mit der Spitze wieder horizontal orientiert. Bereits am 21. IX. ist die Spitze wieder unter 40° abwärts gerichtet. Diese Richtung wird beibehalten. Um festzustellen, ob das Ausgraben (das zum Markieren der Wurzel selbst notwendig war um die Wachstumszone zu bestimmen) eine Schädigung herbeigeführt hat, wurde das Wachstum an den folgenden Tagen gemessen. Es betrug bei einer Wachstumszone von 6 mm vom 20.—21. IX. 16 mm, vom 21.—22. IX. 15 mm, vom 22.—23. IX. 13 mm, vom 23.—25. IX. 14 mm (7 mm). Am 25. IX., wo die Wurzel eine Gesamtlänge von 1131 mm erreicht hatte, war also ein weiterer Rückgang im Tageswachstum eingetreten.

Ersatzwurzel Nr. 3 von 395 mm Länge wuchs in Luft vom 9. IX.—10. IX. um 34 mm. Die an diesem Tage mit der Spitze horizontal in den Erdkasten eingeleitete Wurzel wendet sich sofort unter ca. 30° abwärts. Die Spitze durchläuft vom 14.—20. IX.¹⁾ (6 Tage) einen Weg von 72 mm, durchschnittlich also täglich 12 mm.

¹⁾ Wir ließen hier 4 Tage Erdwachstum verstreichen, um der Wurzel Zeit zu lassen, ihre wachsende Region zu verkürzen, so daß die Tuschmarken über der Wurzelspitze auf der Glaswand (die Wurzeln sind nicht phototropisch) den tatsächlichen Zuwachs ergeben mußten.

Am 10. IX. wird sie aus der Erde genommen, mit Millimetermarkierung versehen und wieder eingegraben. In Erde wuchs sie vom 20.—21. IX. um 8 mm (Wachstumszone ca. 5 mm), 21.—22. IX. 7 mm, 22.—23. IX. 5 mm, 23.—25. IX. 8 mm = 4 mm, zeigte also ständige Abnahme des Wachstums. Es tritt also nach Einleitung in Erde sogleich eine Verkürzung der wachsenden Zone und eine stetige Verminderung des Wachstums selbst ein.

Auch bei *Vitis repens* WIGHT et ARN. (*Cissus repens* LAM.) war das Erdwachstum gegenüber dem Luftwachstum ein stark gemindertes und zeigten 3 am 3. VIII. mit der Spitze in Erde eingeführte kräftige Luftwurzeln von 1181 mm, 1845 mm und 2651 mm Länge, nach den Markierungspunkten auf der Glasscheibe nur Zuwachswerte zwischen 16 und 20 mm pro Tag, zwischen 10. und 15. VIII. gemessen.

Am 10. IX. wurden 4 Luftwurzeln von *V. repens* in Erde eingeleitet, nachdem vom 9.—10. IX. ihr Zuwachs in Luft gemessen worden war. Sie wurden am 20. IX. vorsichtig aus dem Wurzelkasten ausgegraben, gemessen, wieder locker mit Erde bedeckt und am 21. IX.—25. IX. nochmals gemessen. Durch Millimetermarkierung am 20. IX. wurde bei Wurzel 1 und 3a auch die Wachstumszone (Wz) vom 20.—21. IX. festgestellt. Gesamtlänge in mm, Tageszuwachs in Klammern:

	In Luft am 9. IX.	am 10. IX. in Erde eingeleitet	Erdwachstum bis 20. IX.	21. IX.	
Nr. 1	499	600	958	975	
		(101)	358 : 10 = (36)	(17)	(Wz 5 mm) 25. IX.
Nr. 2	775	897	1160		
		(122)	263 : 10 = (26)		(21)
Ersatzwurzel					
Nr. 3a	305	390	688	709	
		(85)	298 : 10 = (30)	(21)	(Wz ca. 6 mm) 25. IX.
Nr. 3b	260	345	680		
		(85)	335 : 10 = (33)		(24)

Wurzel Nr. 2 und 3b wurden erst am 25. IX. ausgegraben. Nr. 2 war mit der Spitze am 21. IX. von der Glasscheibe abgerückt. Sie war am 25. IX. 1325 mm lang, es ergab sich ein Zuwachs vom 20. bis 25. IX. von 165 mm = 21 mm durchschnittlich am Tage. Wurzel 3b war in dieser Zeit um 143 mm gewachsen, also täglich durchschnittlich um 24 mm. Eine Schädigung war durch das Ausgraben offenbar nicht eingetreten.

Aus diesen Messungen ergibt sich eine starke Reduktion des Wachstums in Erde gegenüber dem Wachstum in Luft. Hier war es nach 10 Tagen auf etwa $\frac{1}{3}$ gesunken und klang noch langsam weiter ab.

Die Wachstumsänderung erfolgte allmählich.

Cissus velutinus-Luftwurzeln Ende Juni horizontal in einen Wurzelkasten eingeleitet ergaben genaue Übereinstimmung mit *Vitis repens*. Die Wachstumsgeschwindigkeit verringerte sich in Erde unter gleichzeitiger Verkürzung der wachsenden Region; an den von Erde bedeckten Stellen schwand das Anthozyan.

Man geht wohl nicht fehl in der Annahme, daß nicht so sehr der mechanische Widerstand der Bodenteilchen als vielmehr der Wassergehalt des Bodens diese Hemmung bedingt. In trockenes locker geschichtetes Kaolin eingeleitete Wurzeln von *Vitis pterophora* zeigten in den ersten Tagen keine so starke Reduktion. Da die wachsende Region sich aber hier auf eine sehr lange Zone erstreckt, treten bei „Kaolinwurzeln“ nach kurzer Zeit doch Stauchungen ein, die die Fragestellung komplizierten. Die für das Erdwachstum typische und bei diesen schwachen Wurzeln auch notwendige Verkürzung der wachsenden Region auf ein kleines, kurz hinter der Spitze gelegenes Stück wurde überall beobachtet. Sie erfolgt auch in Verbindung mit jeder Reduktion des Wurzelwachstums, wie sie auch in Wasser geleitete Luftwurzeln in noch auffallenderem Maße erfahren. Hierbei wirkt möglicherweise auch der geminderte Sauerstoffgehalt hemmend auf das Spitzenwachstum, wohl auch die Korrelation zu den Nebenwurzeln.

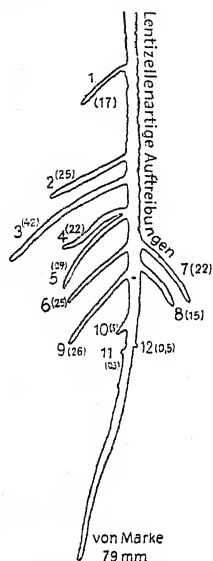
Zwei Wurzeln von *Vitis repens* WIGHT et ARN. werden am 25. VIII. in Wasser geleitet, so daß am 25. VIII. die Spitze jeder Wurzel 2 cm tief ins Wasser eintauchte. Als Gefäße wurden Reagenzgläser verwandt, die an Fäden aufgehängt, jeden Tag gesenkt wurden, so daß nur die 2 cm Spitze wieder von Wasser umgeben war.

	24. VIII.	25. VIII.		26. VIII.	27. VIII.	30. VIII.	1. IX.
1. Wurzel in Luft	475 mm	578 mm	Sp. i. Wasser getaucht	622 mm ¹	†	—	—
Tageszuwachs		(103)		(44)			
2. Wurzel in Luft	127 mm	198 mm		235 mm	251 mm	301 mm	316 mm
Tageszuwachs		(71)		(37)	(16)	50 : 3 = (16,7)	15 : 2 = (7,5)

¹ Brach beim Messen ab.

24 Stunden Wasserbenetzung reduzierten bereits bei einer ca. 50 cm langen Wurzel das Wachstum um 58 Proz. des Vortages, bei einer etwa 20 cm langen Wurzel trat ebenfalls eine tägliche Verminderung um

ca. 50 Proz. ein (71:37:16). Nach weiterem Verweilen in Wasser kommt das Wachstum vollständig zum Stillstand, worauf Verzweigung eintritt¹⁾. Nimmt man eine solche durch Wasser gehemmte Wurzel wieder heraus, so wachsen die farblosen Seiten-



Textfig. 1. *Vitis pterophora*. Luftwurzel vom 14.—23. VI. im Wasser gewachsen, wo sie sich verzweigte. Stand der Wurzel am 23. VI. 26. Erkl. s. Text. $\frac{1}{2}$ nat. Gr.

wurzeln und auch die Hauptwurzel wieder als rote Luftwurzeln weiter, wie folgender Versuch mit *Vitis pterophora* lehrte. Eine Wurzel von 180 cm Länge wird am 14. VI. mit der Spitze in eine Flasche mit Wasser getaucht. Bis 15. VI. ist sie im Wasser noch ca. 50 mm gewachsen. Das Wachstum verringert sich immer mehr. Vom 22.—23. VI. ist es nur noch 2 mm. Es haben sich 12 Seitenwurzeln im Wasser gebildet, Nr. 1—12, die wie die entfärbte Hauptwurzel ganz weiß waren. Am 23. VI. wird die verzweigte Wurzel aus dem Wasser genommen und zunächst im leeren Glase, dann vom 25. VI. in der feuchten Luft des Gewächshauses belassen; die Hauptwurzel wurde 79 mm unter der Spitze durch Tuschmarken markiert. Die Seitenwurzeln von ihrer Insertion gemessen hatten eine Länge von 17, 25, 42, 22, 29, 25, 22, 15, 26, 5, 0,5, 0,3 mm (Textfig. 1).

Es zeigt sich, daß trotz der Verzweigung das Wachstum der Hauptwurzel nicht zum Stillstand kam, sondern vom Tage des Herausnehmens in Luft wieder ständig zunahm: 23. VI. 79 mm, 24. VI. 94 mm (15 mm), 25. VI.

117 mm (23 mm) also von 2 auf 15 und 23 mm in 2 Tagen anstieg, daß sie wie die 12 Seitenwurzeln in der Luft wieder sich rot färbten und als Luftwurzeln weiter wuchsen. Es wurden gemessen:

	am 23. VI.		am 13. VII.	Zuwachs in 20 T.	mittlerer Tageszuwachs
Hauptwurzel } mark. Stück.	79 mm		1510 mm	1431 mm	71,5 mm
Seitenwurzel 1	17 "		338 "	321 "	16,0 "
" 2	25 "		280 "	255 "	12,7 "
" 3	42 "		1091 "	949 "	47,5 "

¹⁾ Wahrscheinlich bewirkte die Einleitung der zunächst äußerlich nicht wahrnehmbaren Verzweigung gleichfalls entwicklungshemmend, doch trat, wie spätere Versuche bei Araceen zeigten, auch bei ausbleibender Verzweigung im Wasser starke Wachstumseinschränkung ein.

	am 23. VI.		am 18. VII.	Zuwachs in 20 T.	mittlerer Tageszuwachs
Seitenwurzel	4	22 mm	abgestorben	—	—
"	5	29 "	1055 mm	926 mm	46,3 mm
"	6	25 "	718 "	693 "	34,6 "
"	7	22 "	970 "	948 "	47,4 "
"	8	15 "	690 "	675 "	33,7 "
"	9	26 "	1189 "	1163 "	58,1 "
"	10	5 "	312 "	307 "	15,3 "
"	11	0,3 "	} vertrockneten	—	—
"	12	0,5 "			

Neue Seitenwurzeln wurden während des weiteren Luftlebens nicht mehr gebildet. Die bereits vorhandenen (11 und 12 vertrockneten oder wurden von der Spitze ausgehungert) wuchsen aber weiter! Ihr Auftreten war durch die vorübergehende Wachstums-
hemmung der Luftwurzel durch das Wasserleben hervorgerufen worden.

In dem Ausbleiben weiterer Seitenwurzeln und wieder einsetzenden Steigerung der Wachstumstätigkeit der Hauptwurzel nach Aufhören der Wasserwirkung, so, daß sie die Seitenwurzeln wieder überflügelte, kann man das Fortbestehen der ursprünglichen Korrelation zwischen Haupt- und Seitenwurzeln erkennen. Es wäre möglich, daß die Seitenwurzeln nach der völligen Wiedererstarkung der Hauptwurzel später ganz zum Wachstumsstillstand gekommen wären, doch wurde der Versuch nach 20 Tagen unterbrochen.

Zieht man in Betracht, daß das Wachstum aller Wurzeln erst allmählich sich steigerte, so lassen die hohen Durchschnittswerte aus 20 Tagen eine dauernde Schädigung bei dieser Wurzel nicht vermuten. Sie hatte trotz der noch bestehenden starken Seitenverzweigung sogar nachher eine stärkere Wachstumsenergie als vorher.

Auch an in Erde eingeleiteten Wurzeln von *Luffa* wurde eine alsbald einsetzende Reduzierung des Tageswachstums unter Verkürzung der wachsenden Region festgestellt. Wurde die Luftwurzel mehrere Zentimeter gleich in Erde eingeführt, so kam es auch hier zu Stauchungen und Krümmungen, die aber später schon nach 2—3 Tagen, wo die Verkürzung der Wachstumszone erfolgt war, nicht mehr auftraten. Auf Einzelheiten soll hier nicht eingegangen werden, da sich *Luffa* ganz wie die erwähnten Ampelideenwurzeln dabei verhielt.

In Wasser eintauchende Luftwurzelspitzen gingen unter Einstellung des Wachstums meist schnell durch Fäulnis zugrunde.

Aus dem Stumpf entstanden in großer Zahl dann Ersatzwurzeln, die an das Wasserleben besser angepaßt waren. Auch darin glich *Luffa* vollkommen *Vitis pterophora*. Einmal wurde auch hier eine offenbar weniger empfindliche eingetauchte Luftwurzel gefunden von 1996 mm Gesamtlänge. Sie tauchte am 30. VI. mit 5 mm ins Wasser des Victoriabehälters und war bis 7. VII. um ca. 10 cm gewachsen, dabei hatte sie 16 größere und eine noch größere Anzahl kleinere Seitenwurzeln unter 1 mm gebildet. Die Spitze war noch lebend. Sie wuchs vom 7.—8. VII. allerdings nicht mehr. Auch in 1- und 2proz. Agar eingeleitete *Luffa*-Wurzeln blieben am Leben und verzweigten sich darin sehr stark. Die mechanischen Hemmungen des Wachstums in Agar wird diese funktionelle Umstimmung wohl nicht allein bewirkt haben, sondern wohl auch der Wassergehalt dieses Substrates. Das führte dazu, der auffallenden Schädigung, die das Wasser auf eingetauchte Luftwurzeln von *Vitis pterophora* und *Luffa* ausübte, weiter nachzugehen.

3. Wachstumshemmung und Schädigung durch Wasser.

Daß die eine Luftwurzel von *Vitis pterophora* 9 Tage (14. bis 23. VI.) im Wasser lebend blieb (vgl. S. 36), stellt nach unseren Erfahrungen eine Ausnahme vor. Für gewöhnlich starben die in Wasser eintauchenden Wurzelspitzen schon nach wenigen Tagen ab. Sie entfärbten sich meist schon am zweiten Tage, wurden glasig und schlaff und faulten ab. Man konnte das in Dutzenden von Fällen beobachten, wenn Luftwurzeln von *Vitis pterophora* (und auch von *Luffa*, die in dieser Hinsicht ein wenig widerstandsfähiger sich zeigten) in das Wasser des Victoriabassins oder in ein anderes mit Wasser gefülltes Zementbecken eintauchten.

RICHTER (a. a. O., S. 34) und JOST (a. a. O., S. 637) kamen zu gegenteiligen Ansichten, auch hinsichtlich des retardierenden Einflusses des Wassers auf das Wurzelwachstum.

Auch die kurze Angabe über *Vitis pterophora* in Curtis Botan. Magaz. London, 1885, T. 6803 „whipcord-like red roots, of which some reach the water of the Victoria tank, and there form enormous brushes of rootlets like the tail of a horse“ besagt nicht, daß die Hauptwurzel am Leben blieb und dürfte eher diese schädliche Wirkung des Wassers bestätigen.

Auch BLAAUW berichtet von *Cissus pubiflora* var. *papillosa* (a. a. O., S. 279), daß in Wasser eintauchende Luftwurzeln durch Fäulnis abstarben, worauf sich am verbleibenden Stumpfe, der sich etwas verdickte, Ersatzwurzeln bildeten. Das gleiche Verhalten zeigten auch *Vitis repens* und *Cissus velutinus*, die mit *Luffa* und *Vitis pterophora* auch am Victoriabassin ihren Standort hatten. Die Wurzeln besitzen in ihren Rindenzellen einen schwach sauren Zellsaft. So war anzunehmen, daß der OH⁻-Ionengehalt des Münchener Wassers eine schädliche Wirkung ausübte.

Dafür sprach auch, daß in 0,01 proz. Kalilauge (es wurde zum Ansetzen der Versuchslösungen immer reines kupferfreies destilliertes Wasser genommen) bereits nach 12 Stunden eintauchende Luftwurzelspitzen von *Vitis pterophora* und *Cissus repens* braun verfärbt und abgestorben waren.

Ein am 24. VIII. 28 angesetzter Versuch mit Wurzeln von *Luffa* und einer *Vitis pterophora*-Wurzel, die in eine 0,04 Mol-Lösung von

Kalziumnitrat eingeleitet worden waren, und in der sich die Spitzen lebend erhielten, schien dies zu bestätigen, da die Lösung durch die dissoziierten NO_3H -Ionen schwach sauer reagierte.

Es wurden nun Versuche angesetzt mit 0,1proz., 0,01proz. und 0,001proz. HCl-Lösung und 0,01proz. Ameisensäure. Wider Erwarten starben in allen Fällen die eingeleiteten Luftwurzeln aller drei Ampelideenarten stets nach 1—2 Tagen ab! Von 3 Luftwurzeln von *Vitis repens* und einer *Vitis pterophora*-Wurzel, die am 18. IX. in einen Erlenmeyerkolben mit Paraffinum liquidum eingeführt wurden, war bis 22. IX. nur eine *Vitis repens*-Wurzel abgestorben. Die sonst so empfindliche *Vitis pterophora*-Wurzel hatte sogar ihren Anthozyangehalt noch.

Es scheint nach diesen wenigen Versuchen der OH' -Ionengehalt des Wassers doch nicht die Ursache der Schädigung der Wurzeln zu sein, da selbst so schwache Säuren wie ein Tausendstel Prozent Salzsäure, die gleiche schädliche Wirkung noch zeigten. Merkwürdig und sehr beachtlich ist aber, daß die 12 Luftwurzeln von *Luffa* und die eine Luftwurzel von *Vitis pterophora* in 0,04 Mol Kalziumnitratlösung noch am 22. IX., also nach 29 Tagen, wo wegen Ausräumen des Gewächshauses der Versuch unterbrochen werden mußte, am Leben und vollkommen gesund waren (s. Textfig. 2¹⁾ u. 3). Alle Luftwurzelspitzen waren unter Wasser (wenn auch mit verminderter Geschwindigkeit) weiter gewachsen, hatten sich reichlich verzweigt, die Haupt- und Seitenwurzeln von *Luffa* außerdem noch Aerenchymgewebe gebildet.

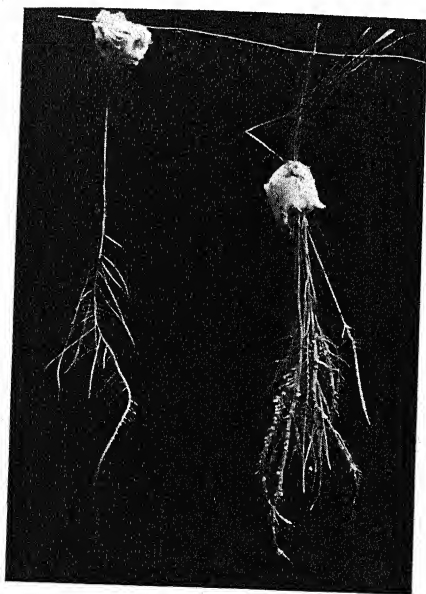
Anregung zu diesem Versuche gaben die Arbeiten von KISSER und HANSTEEN. In feuchter Luft fanden sie die Wasserversorgung der Wurzeln (*Helianthus*, *Triticum*, *Zea*, *Vicia*) ungenügend. Diese Schädigung konnte durch Kalziumzusatz bei der Quellung der Samen etwas gemildert werden, oder wenn zwei Wurzeln in Kalziumnitratlösung eintauchten, die dritte in die Luft ragte. Die Arbeit behandelt die entgiftende Wirkung des Kalziums, wenn die Lösung eine gewisse Konzentration nicht überstieg.

In der HANSTEEN'schen Arbeit heist es: „Der Angriff von außen erfolgt unabhängig von dem Kalkreichtum im Innern der Wurzel. Eine Wurzel oder ein Wurzelteil, der kalkreich ist oder eine stete Versorgung mit Kalk von innen bekommt, geht doch in der schäd-

¹⁾ Die Spitze der *Vitis*-Wurzel hatte während der Aufnahme leicht vibriert und erscheint deshalb unscharf und verschwommen. Sie war aber völlig gesund geblieben.

lichen Lösung von außen her zu grund. Nur wenn der Kalk mit den schädlichen Salzen zusammen in dem die Wurzel umspülenden Außenmedium zugegen ist, kann er einen äußeren Angriff abwehren und seine günstigen Eigenschaften entfalten“ (cit. n. KISSER, S. 438).

Die auch hier möglicherweise vorliegende Schutzwirkung der Ca-Ionen ließ eine Wiederholung im nächsten Jahre (1929) wünschenswert erscheinen. Es wurde zur gleichen Zeit mit *Vitis pterophora* folgende Versuchsreihe angesetzt.



Textfig. 2.

Textfig. 2. Links *Vitis pterophora*, rechts *Luffa cylindrica* vom 28. VIII.—22. IX. 28 in 0,04 Mol Ca (0,04 Mol Ca (NO₃)-Lösung gewachsen.



Textfig. 3.

Textfig. 3. Hyperhydriche Auftreibungen der Rinde an Haupt- und Seitenwurzeln von *Luffa*. Vergr. des nebenstehenden Bildes.

Am 30. VIII. 29 wurden zwei große Flaschen von 3 und 4 Liter Inhalt, von denen die größere A rotes Glas, die kleinere B weißes besaß, mit 0,04 Mol Kalziumnitratlösung beschickt und in A 18 Wurzeln, nämlich 6 intakte Luftwurzeln und 12 rote in Luft gewachsene Ersatzwurzeln von früher verletzten Luftwurzeln eingelegt. In B wurden nur 2 kräftige Luftwurzeln eingeführt.

Ferner wurden am 11. IX. in eine 3 Literflasche mit 0,5proz. CaCl und eine weitere gleich große Flasche mit gesättigter Gipslösung je 3 kräftige Luftwurzeln eingelegt.

Am 21. IX. waren in A von den 18 Wurzeln 16 noch vollkommen lebensfähig. Eine Luftwurzel (von 6) war abgestorben, eine andere zeigte graue Verfärbungserscheinungen und war krank. Die anderen hatten noch gesunde Spitzen, trotzdem sie teilweise mit einem schleimigen Pilzüberzug versehen waren.

In B war auch dieser Pilzbelag vorhanden, in den zwei anderen Gefäßen nicht. Alle Wurzeln waren hier am Leben geblieben, ihre Spitzen schienen durchaus gesund und noch im Wachstum. Bis ca. 3 cm über den Spitzen traten lentizellenartige Wucherungen auf (siehe anatomischer Teil) und war das Anthozyan geschwunden, die Wurzeln also von weißer Farbe. Kalkgehalt scheint demnach den schädigenden Einfluß des plötzlichen Überganges vom Luftleben zum Wasserleben zu mildern. Es könnte hier in der Tat eine Schutzwirkung der Ca-Ionen vorliegen.

Eine Erklärung für diese auffallende Erscheinung zu geben sind wir zur Zeit noch nicht in der Lage.

Die früher stets beobachtete Tatsache, daß die eingetauchten Luftwurzeln von *Luffa* und *Vitis pterophora* (Araceenwurzeln und Wurzeln von *Pandanus*-Arten und von *Phalaenopsis* sind in dieser Beziehung weit unempfindlicher) nach kurzer Zeit durch Fäulnis zugrunde gehen, während die neu in Wasser gebildeten Ersatzwurzeln am Leben bleiben, könnte folgenden Grund haben. Die Seitenwurzeln bedürfen zum Wachstum Kalzium, das sie nur der Mutterwurzel entziehen konnten. Gegen diese Annahme spricht aber, daß die Seitenwurzeln sich weiter im Wasser verzweigen, ohne daß die Seitenwurzeln 1. Ordnung durch den gefolgerten Kalkentzug geschädigt wurden.

Wahrscheinlicher dürfte sein, daß die an Luftleben gewöhnten Luftwurzeln an Sauerstoffmangel (hyperhydriche Wucherungen) und Infiltration mit Wasser leiden, wodurch vielleicht Störungen im osmotischen Wert der Zellen und in der Stoffdiffusion eintreten. Wenn der Übergang nicht direkt in Wasser sondern erst über Erde, deren Wassergehalt allmählig gesteigert würde, erfolgt wäre, hätten vielleicht diese Wurzeln Zeit gehabt sich an den Wechsel zu gewöhnen. Wurzeln von *Vanilla planifolia*, die in wasserdampfgesättigter Luft reichlich Wurzelhaare gebildet hatten, gingen durch Vertrocknen zugrunde, wenn sie aus dem Glashafen in die gewöhnliche Treibhausluft zurückgebracht wurden. Sie waren empfindlicher geworden gegen Transpirationsverlust. Diese Empfindlichkeit besteht vielleicht auch umgekehrt bei den sehr wasserreichen *Luffa*- und *Vitis*-Wurzeln beim plötzlichen Übergang von Luft in Wasser.

Es wurden deshalb einige Analysen auf Wasser und Kalzium gemacht, um den Wassergehalt normaler Luftwurzeln von *Vitis pterophora* sowohl während der Luftphase, als auch von „gefaßten“ längere Zeit in Erde gewachsenen und dort verzweigten Wurzeln und von in Kalziumlösung gewachsenen Luftwurzeln festzustellen, und zu untersuchen, ob eine Änderung im Kalkgehalt für eine eventuelle Schutzwirkung in Frage kommen könnte. Dabei erfreuten wir uns der dankenswerten Unterstützung durch Herrn Dr. SILBERSCHMIDT.

Es kam folgendes frisch geerntetes Material von *Vitis pterophora* zur Untersuchung:

a) normale Luftwurzeln, mit LW bezeichnet, in Stücken bis 40 cm von der Spitze aufwärts (also noch nicht ausgewachsene noch streckungsfähige Teile von kräftigen Luftwurzeln).

b) von zwei älteren, vor Wochen bereits den Boden erreichten ca. 4 mm dicken Wurzeln, Teile von ca. 30 cm Bodentiefe bis ca. 10 cm über den Boden (in der Analyse als EW bezeichnet).

c) Von in Kalziumlösung ($0,04 \text{ Mol-Ca(NO}_3)_2$ und Kalziumchlorid gewachsenen Wurzeln die verzweigten, untergetaucht gewesenen Teile bis 10 cm über Wasserspiegel, soweit sich die hyperhydrischen Rindenwucherungen erstreckten (CaW). Sie wurden vorher sorgfältig mit destilliertem Wasser abgespült.

	a) LW	b) EW	c) CaW
Frischgewicht	19,6264 g	15,3869 g	12,6348 g
Trockengewicht	0,9003 g	1,3351 g	0,6692 g
Wasser	18,7261 g	14,0518 g	11,9656 g
Wasser in Proz. d. Frischgewichtes	95,41	91,35	94,74
Reinasche	0,1025 g	0,2836 g	0,1365 g
Diese in Proz. d. Frischgewichtes	0,522	1,843	1,080
„ „ Proz. d. Trockengewichtes	11,385	21,241	20,397
Ca bestimmt als CaCO_3	0,0061 g	0,0615 g	0,0451 g
Berechnet als reines Ca	2,4 mg	24,6 mg	18,1 mg
Dieses in Proz. d. Reinasche	ca. 2,4	ca. 11	ca. 13
Ca Prom.-Gehalt auf Frischgew. bezog.	0,122	1,5986	1,432

Die Luftwurzeln sind sehr wasserreich in der Luftphase (LW). Eine weitere Steigerung des Wassergehalts war während des Wasserlebens (CaW) nicht eingetreten. Sie sind auffallend arm an Kalk. Für in Wasserkultur gezogene Wurzeln gibt WOLF (a. a. O., S. 17) auf CaO bezogen an: Haferwurzeln 15,15 Proz. der Reinasche, Grünmaiswurzeln in freier Luft gezogen 12,94 Proz. der Reinasche (a. a. O., S. 19).

Die Kalziumwurzeln enthielten doppelt so viel Kalk wie vorher während des Luftlebens, aber weniger Kalk als die in Erde gewachsenen.

In ganz trockener Erde verhielten sich *Vitis pterophora*-Luftwurzeln wie in Luft. Sie blieben unverzweigt. Dasselbe gilt von ganz trockenem Kaolin. Da die wachsende Region zunächst keine Reduktion erfährt, kommt es nach kurzer Zeit zu Stauchungen der Wurzel, die feuchte Gewächshausluft läßt zudem in Verbindung mit dem Transpirationswasser der Wurzel das Kaolin feucht werden. Es ballt sich zusammen, worauf sich die Luftwurzel verzweigt. Bei dieser in den mit Kaolin gefüllten Wurzelkasten eingeleiteten Luftwurzel von *Vitis pterophora* führte die horizontal eingeleitete Spitze eine anscheinend geotropische Abwärtskrümmung aus, und wuchs wie eine in Erde eingeleitete Luftwurzel unter etwa 40° abwärts. An den der Glasscheibe anliegenden Stellen bildete sie wieder Anthozyan; die vom Licht abgeschlossenen Teile entfärbten sich.

4. Der Geotropismus der Luftwurzeln und ihrer Seitenwurzeln.

Auf die verschiedene Reizbarkeit gegenüber der Schwerkraft bei Haft- und Nährwurzeln hatte bereits SCHIMPER auf Grund des Augenscheines am natürlichen Standort hingewiesen. Die Nährwurzeln gelten allgemein als ausgesprochen positiv geotropisch, während positiver Geotropismus den Haftwurzeln zu fehlen scheint (vgl. dagegen GAULHOFER), die dafür gegen Berührungsreize empfindlicher sind. Auch SACHS war der schwache Geotropismus der Luftwurzeln bei seinem *Philodendron Selloum* aufgefallen.

Da überall, wo Haft- und Nährwurzeln vorkommen (zumal an Gewächshauspflanzen), Übergänge zwischen beiden Wurzeltypen sich finden, deren Charakter auch anatomisch nicht immer klar zu erkennen ist (s. die späteren Befunde an Araceenwurzeln), war es nicht verwunderlich, daß man nach einem zuverlässigen Kriterium suchte, um die beiden für grundsätzlich verschieden gehaltenen Wurzeltypen zu trennen. Ein solches glaubte man in der Anwesenheit von verlagerungsfähiger Statolithenstärke in der Columella der Wurzelhaube gefunden zu haben. Die Arbeiten von HABERLANDT, TISCHLER und GAULHOFER bestätigten auch das Fehlen des geotropischen Reizvermögens bei rückgebildetem Statolithenapparat.

NĚMEC beobachtete an den geotropischen Luftwurzeln von *Monstera deliciosa* LIEBM. und *Anthurium lanceolatum* KNUTH in der Columella der Wurzelhaube normale Statolithenstärke. TISCHLER bestätigte diese Befunde bei *Phil. pinnatifidum* SCHOTT, *Anthurium Veitchii* MAST. und *Raphidophora decursiva* SCHOTT. Er konstatierte überdies, daß junge Luftwurzeln in gewissen Fällen horizontal oder selbst schräg aufwärts gerichtet sein können. In solchen Fällen war aber auch die Stärke feinkörnig und nicht orientiert, oder sie bestand aus gröberen Körnchen, die aber um den Kern gelagert blieben.

In den nicht geotropen Haftwurzeln von *Pothos cordatus* fand HABERLANDT ziemlich große Stärkekörner in den äußersten Schichten der Wurzelhaube, die jedoch zumeist den inneren Wänden anlagen und nicht durch die Schwerkraft beeinflusst wurden (LINSBAUER, S. 258) (vgl. auch GAULHOFER, a. a. O., S. 1677).

Gegen die Allgemeingültigkeit der Statolithentheorie für Luftwurzeln wendet sich LINSBAUER, der sowohl bei Haft- wie Nährwurzeln stets verlagerungsfähige Stärke gefunden haben will. Nach ihm kamen bei Nährwurzeln von *Philodendron Houlettianum* und *Ph. elegans*, sowie einigen von *Ph. Selloum* keine Krümmungen zustande; er läßt die Frage offen, ob sie ageotropisch sind oder ihr Geotropismus periodisch sistiert war. Bei allen noch wachstumsfähigen typisch ageotropen Haftwurzeln fand er im Gegensatz zu den früheren Autoren stets deutlich orientierte Stärke und kommt zu dem Schluß (a. a. O., S. 291): „Ich finde demnach, daß sowohl Nähr- als Haftwurzeln der Aroideen stets und ganz unabhängig von ihren geotropischen Eigenschaften Statolithenstärke in der wohlausgebildeten Kolumella der Wurzelhaube führen.“

Diese Differenzen erscheinen um so eher erklärlich, wenn man bedenkt, wie ohne ersichtlichen Grund lange hindurch beobachtete Nährwurzeln von *Philodendron Selloum* z. B. plötzlich ihr Verhalten ändern können und eine geotropische Umstimmung erfahren (s. w. u. im anatom. Teil, S. 107 ff.).

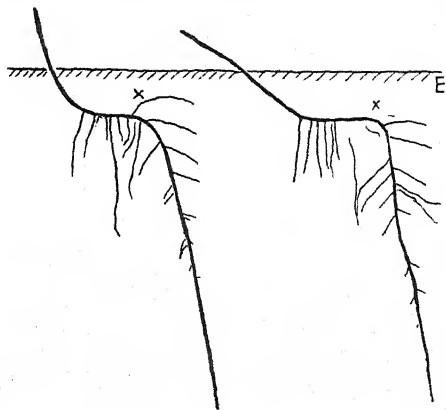
Es ist auch oft schwer, zu entscheiden, ob nach dem mikroskopischen Befunde ein tatsächlich funktionierender Statolithenapparat vorliegt. Stärke findet sich überall in den Zellen der Kolumella. Selbst bei vorsichtigster Behandlung der Objekte (Fixieren der Spitzen in der normalen Lage und Prüfung an dünnen Mikrotomschnitten) wird man bei ageotropen Wurzelspitzen (wie sie uns von *Vitis pterophora* und *Luffa* vorlagen) immer einzelne Zellen antreffen, wo eine stärkere Anhäufung von kleinkörniger Stärke im unteren Teil der Zelle vorhanden ist. Bei allen ausgesprochen geotropen Luftwurzeln, wie denen von *Cissus quadrangularis* u. a. fand sich in der Mehrzahl der Columellazellen deutliche Schichtung großer Stärkekörner. Bei den ageotropen und schwach geotropen Wurzeln waren die Körner kleiner und meist gleichmäßig in der Zelle oder um den Kern verteilt. Die Statolithentheorie dürfte also auch hier zu Recht bestehen. Sie gibt uns Anhaltspunkte über den wahrscheinlichen Mechanismus der Reizung. Ob der Reiz bei der vorhandenen Viskosität des Plasmas aufgenommen und weitergeleitet werden kann, darüber herrscht gegenwärtig noch großes Dunkel.

Um die Luftwurzeln auf ihren Geotropismus zu prüfen, wurden von *Cissus quadrangularis* L. am 4. VI. je 4 Luftwurzeln und 4 Ersatzwurzeln von dekapitierten Luftwurzeln in mit Watte ausgestopften an Fäden aufgehängten Gummiringen (Gummischlauchstücke) mit der Spitze horizontal orientiert. Bereits nach 4 Stunden waren

sämtliche Wurzelspitzen unter einem Winkel von 90° scharf nach abwärts gebogen. Auch als eine von ihnen am 6. VI. um 180° nach aufwärts gedreht wurde, krümmte sich die Spitze alsbald wieder im Bogen senkrecht abwärts. Weitere 5 Versuche am 8. VI. ergaben nach bereits 3 Stunden das gleiche eindeutige Resultat. Die Luftwurzeln von *Cissus quadrangularis* L. sind also bereits in der Luftphase stark positiv geotropisch. Die anatomische Untersuchung ergab auch einen typischen Statolithenapparat.

Am 18. V. 26 wurden 2 Luftwurzeln derselben Art mit horizontal liegender Wurzelspitze in einen Sachs'schen Wurzelkasten eingeführt (siehe Textfig. 4). Die Spitzen lagen unter den \times Stellen. Sie zeigten bis 20. V. deutliche geotropische Reaktion, indem die Spitze beider Wurzeln unter ca. 80° nach abwärts sich wandte.

An der linken Wurzel traten 8, an der rechten 7 Seitenwurzeln am horizontalen Wurzelstück auf, die auffallend senkrechte Richtung zeigten. Sie entsprangen alle 15 der Unterseite der Wurzel. (Die Figur wurde nach einer am 4. VI. gemachten Aufnahme gezeichnet. Es waren weder an den Flanken noch auf der Oberseite Seitenwurzeln gebildet worden.) Dieses



Textfig. 4. Wurzelkastenversuch mit 2 Luftwurzeln von *Cissus quadrangularis* L am 18. V. E Erdoberfläche. Nach Photogr. vom 4. VI. gezeichnet. Verkl.

strengste Abwärtswachsen der ersten Seitenwurzeln wurde zunächst für geotropisch gehalten vielleicht bedingt durch eine vorübergehende Schwächung der Hauptwurzel in Horizontallage. Zu dem Zeitpunkt, wo die Seitenwurzeln durchbrachen, hatte die Hauptwurzel aber schon längst sich in die geotropische Ruhelage eingestellt. Erst später ergab sich aus Versuchen mit *Vitis pterophora* und *V. repens* eindeutig auch für *Cissus quadrangularis*, daß die Seitenwurzeln gar nicht oder fast gar nicht geotropisch reizbar sind.

Entsprechende Versuche mit den anthozyanhaltigen Luftwurzeln von *Vitis pterophora* und *V. repens*, die zu gleicher Zeit angestellt wurden, ergaben, daß diese nicht geotropisch empfindlich sind, solange sie in Luft wachsen. Auch hier wurden die Spitzen in mit

Watte ausgestopften Gummischlauchringen, die an Fäden hingen, horizontal orientiert. Die Wurzeln führten zwar in der Spitze etwas Stärke, die aber als nicht verlagerungsfähig sich erwies¹⁾. Von 14 in dieser Weise 1926 mit der Spitze horizontal orientierten Wurzeln trat in keinem Falle eine sichere Abwärtskrümmung der Spitze ein. Da die Luftwurzeln immer nur auf der abwärts gerichteten Seite des Stengelknotens zum Durchbruch kommen, ihre Lage also offenbar von der Schwerkraft bestimmt wird, sind sie von vornherein nach unten gerichtet und behalten schon durch die eigene Schwere diese Lage bei bis zum Erreichen des Bodens (vgl. die Ersatzwurzelsversuche bei *Luffa*, unten S. 54). Es ist also dafür ein Geotropismus nicht notwendig. Von *Cissus velutinus* LINDEN und *Vitis repens* WIGHT et ARN. wurden am 21. VI. 1928 nochmals einige Luftwurzeln ebenfalls mit der Spitze horizontal in Watteringen aufgehängt. Bis 26. VI. konnte bei beiden Arten in einigen Fällen schwacher Geotropismus der Spitzen festgestellt werden. Die Spitzen krümmten sich bei diesen Wurzeln deutlich etwas nach unten, die Krümmung übertrug sich aber nicht auf die ganze Streckungszone. Es wird offenbar der geotropische Reiz nicht weiter geleitet. Diese schwache Abkrümmung der Spitzen war nicht durch das Licht bedingt, denn bei drei in eine lichtdichte, innen geschwärzte Kiste horizontal eingeleiteten Luftwurzeln zeigten sich die Spitzen am nächsten Tage gleichfalls schwach nach unten gekrümmt; nach Drehung der Wurzeln um 180° erfolgte Wiederabwärtskrümmung bei zwei Wurzeln. Eine wuchs annähernd gerade weiter.

Hier sei nur über die Bedingtheit der Wurzelhaare, die bei diesen beiden Ampelideen sporadisch beim Übergang vom Luft- zum Bodenleben auftreten, berichtet. Daß es nicht der Kontaktreiz, sondern die Feuchtigkeit des Erdreiches ist, ließ sich durch Einleiten von Wurzeln in trockenes Kaolin beweisen, wobei keine Wurzelhaare auftreten. Nur als das Kaolin durch längeres Stehen im Victoria-hause feucht wurde, bildeten sich welche. Auch die in nassen Boden eingedrungenen Luftwurzeln sowie ihre Seitenwurzeln ent-

¹⁾ Versuche durch Zuckerlösung, in die die Wurzelspitzen vorher gesenkt wurden, Statolithenstärke zu bilden, mißlingen. Da eine 5proz. Zuckerlösung noch keine Plasmolyse der Rindenzellen bewirkt, wurden am 14. VI. von 3 Wurzeln eine 12 Stunden, zwei je 18 Stunden in 2,5proz. Zuckerlösung getaucht und danach in gleicher Weise horizontal aufgehängt. Es traten aber keine Krümmungen ein. Es war Zucker auch nicht aufgenommen worden. Auch andere Lösungen, wie Lithiumnitrat und Eisenchlorid wurden von den Spitzen nicht aufgenommen.

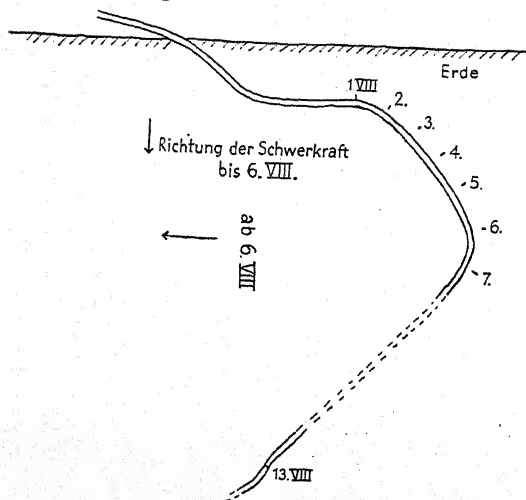
behrten vielfach der Wurzelhaare (vgl. auch PERSEKE, a. a. O., S. 43).

Verfolgt man das Schicksal einer Luftwurzel beim Erreichen des Bodens, so erscheint ein sofortiges Eindringen schon infolge der langen Wachstumszone und mangelnden Widerstandes unmöglich. Sie legt sich mit der wachsenden Spitze flach auf den Boden, bis die Spitze am Boden Halt findet. Diesen Halt bilden vor allem die Wurzelhaare, die auf der Unterseite der noch ziemlich langen Streckungszone, hervorgerufen durch die Bodenfeuchtigkeit, ausgewachsen (vgl. GOEBEL III, a. a. O., S. 1260). Erst von diesem Zeitpunkte, der schon gewöhnlich nach 24 Stunden erreicht ist, ist Geotropismus wahrnehmbar und wächst die Wurzelspitze nun schräg abwärts. Zweifellos werden durch die Wurzelhaare während dieser Übergangszeit Wasser und Nährsalze aufgenommen und sowohl die reizphysiologischen und weiteren anatomischen Veränderungen der Wurzelspitze eingeleitet.

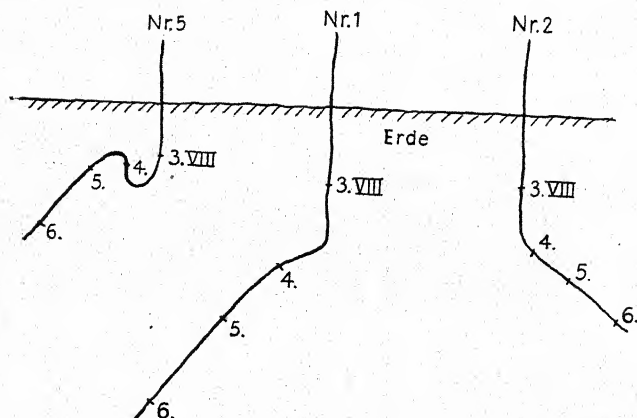
Bei *Cissus quadrangularis*, wo auch schon die Luftwurzel ausgesprochen geotropisch war, erfolgt die Verankerung im Boden anscheinend noch rascher als bei *V. pterophora* und *V. repens*, denn es sind die verankerten Luftwurzeln später meist straffer gespannt, ohne daß bei den daraufhin angestellten Messungen eine nachträgliche Kontraktion wahrgenommen wurde.

In den SACHS'schen Wurzelkasten mit horizontal liegender Spitze eingeleitete Luftwurzeln krümmten sich sowohl im Licht wie Dunkeln nach ein bis zwei Tagen schräg abwärts, um in der Mehrzahl der Fälle eine Wachstumsrichtung von ca. 45° einzunehmen und beizubehalten. Wurde die Wurzel senkrecht eingeleitet, so erfolgte meist schon am nächsten Tage ebenfalls die Einstellung auf ca. 45° . Dieses auffällige, Verhalten, daß die „gefaßte“ Spitze unter schrägem Winkel in die Erde hineinwächst, wurde an mindestens 20 Wurzeln, die mit der Spitze teils horizontal teils vertikal hinter der Glasscheibe des Wurzelkastens eingeleitet worden waren, bestätigt, ein Verhalten, das auch bei anderen Luftwurzeln (*C. repens*, *Norantea*, *Philod. pinnatifidum*, *elegans*, *Imbe*) angetroffen wurde, und für viele Luftwurzeln typisch zu sein scheint (vgl. auch WENT, LINSBAUER und GAULHOFFER). Dabei konnten neben gelegentlichen kleinen Schwankungen in der Wuchsrichtung, die aber nur wenige Winkelgrade betrug, keine typischen Änderungen im geotropischen Verhalten festgestellt werden. Die Einstellung in die neue Richtung vollzog sich stetig meist in einem Tag, wobei der Widerstand der Bodenteilchen überwunden werden mußte. In diesen Wurzeln war

stets Statolithenstärke vorhanden. Die Versuche in den 30 und 40 cm hohen SACHS'schen Kästen liefen jedesmal 14 Tage bis 3 Wochen. Der Beweis, daß es sich dabei um eine von der Schwerkraft induzierte Richtung handelte, ließ sich unschwer durch Aufkippen des Kastens um 45° und 90° führen. Die Wurzeln reagierten vom gleichen Tage an mit einer entsprechenden Änderung ihrer Wuchsrichtung.



Textfig. 5. *Vitis repens*. Kastenversuch v. 1. VIII. 26. Stand am 13. VIII. Die erste Marke gibt die Lage der Wurzelspitze am 1. VIII. an. Durch Drehen des Kastens um 90° am 6. VIII. ist die Erde etwas (nach links) zusammengesunken, wodurch die an der Glaswand angebrachten Tuschemarken nicht mehr mit der Wurzel sich deckten. Vom 7. bis 12. VIII. war diese von der Glasscheibe abgerückt.
 $\frac{1}{2}$ nat. Gr.



Textfig. 6. *Vitis repens*. Erdkastenversuch vom 3. VIII. 26.

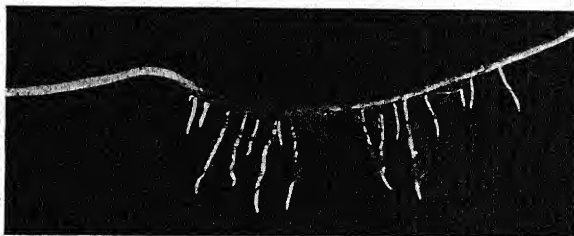
Beispielsweise wurden von *Vitis repens* am 1. VIII. 1926 eine Wurzel mit der Spitze horizontal an der Glaswand des Wurzelkastens anliegend in Erde geleitet (s. Textfig. 5). Sie war bereits

am folgenden Tage mit der Spitze schräg abwärts gerichtet und wuchs in dieser Richtung von ca. 45° weiter bis zum 6. VIII. mittags, wo der Kasten um 90° gedreht wurde¹⁾. Bereits am 7. VIII. hatte sich die Spitze unter der geänderten Angriffsrichtung der Schwerkraft wieder unter ca. 45° umgestellt und wuchs die Wurzel in den nächsten 8 Tagen in dieser Richtung weiter, wo der Versuch abgebrochen wurde, als die Wurzelspitze den Boden erreichte.

Gleichzeitig mit diesem Versuch wurden 3 Luftwurzeln (Nr. 5, 1, 2) (Gesamtlängen bei Versuchsbeginn Nr. 5 1181 mm, Nr. 1 1845 mm, Nr. 2 2651 mm) mit der Spitze senkrecht nach unten in den Wurzelkasten eingeleitet (3. VIII.). Alle 3 Wurzeln waren am folgenden Tage (4. VIII.) mit der Spitze aus der Lotlinie gerückt (s. Textfig. 6). Bei Wurzel 5 war wohl infolge Hemmung durch festgedrückte Bodenpartikel oder leichte Verletzung die Spitze U-förmig nach oben gerichtet, wandte sich aber am 5. VIII. wieder schräg abwärts, welche Richtung von den beiden anderen Wurzeln schon am 4. VIII. eingenommen wurde. In dieser geotropischen Ruhelage von ca. 45° wuchsen die Wurzeln bis zum 15. VIII., wo der Versuch abgebrochen wurde, fort.

Verhalten der Seitenwurzeln bei Ampelideen.

Die so in Erde eingeleiteten Luftwurzeln verzweigten sich auch. Bei horizontaler Lage einer mit Erde behäufelten Luftwurzel von *V. pterophora* traten Seitenwurzeln nur auf der Unterseite auf. Ihre Wuchsrichtungen (s. Textfig. 7) wurden anfangs für stark

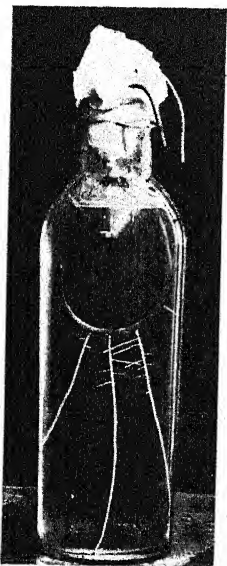


Textfig. 7. *Vitis pterophora*. Horizontal im Wurzelkasten oberflächlich eingegebene Wurzel.

¹⁾ Die Erde wurde vorher gut durchfeuchtet und oben mit einer Gipsschicht abgeschlossen, die eingeführte Wurzel durch Papiermanschette freigehalten. Bis zum 13. VIII. hatte sich die Erde aber doch etwas gesetzt, wodurch die Marken auf der Glasscheibe nicht mehr die Wurzel deckten.

geotropisch gehalten, was sie aber nicht sind. Sie entsprachen nur dem Eigenwinkel bei ihrer Anlage.

Am 30. VII. wird eine weitere Wurzel horizontal in feuchte Erde eines Wurzelkastens eingeleitet. Es befindet sich eine feuchte Erdschicht von 3 cm darüber. Zwei Seitenwurzeln, die sich infolge der starken Bewässerung auf der Unterseite rasch gebildet haben, wachsen senkrecht von der Hauptwurzel nach unten. Auf der Oberseite und an den Flanken traten keine Seitenwurzeln auf. Ihr Tageszuwachs war ziemlich regelmäßig. Am 6. VIII. wird der Stand aufgezeichnet, die Erde nochmals gut durchfeuchtet, oben der Kasten mit einer Holzplatte verschlossen und die Seitenfugen vergipst. Der Kasten wird um 90° gedreht. Die Seitenwurzeln ändern ihre Wuchsrichtung nicht oder nur unbedeutend. Dasselbe gilt von den Seitenwurzeln zweiter Ordnung, die sich an ihnen gebildet hatten.



Textfig. 8. *Vitis pterophora*. In Wasser aufgehängte Wurzelschlinge.
(Siehe Text.)

Am 30. VII. wird in eine mit Wasser gefüllte, 22 cm hohe, weithalsige Flasche eine bogenförmig gekrümmte Luftwurzel von *V. pterophora* eingesenkt. Sie hatte bis zum 25. VIII. an der tiefsten Stelle der Krümmung 3 etwa 10 cm lange Seitenwurzeln 1. Ordnung gebildet, die senkrecht von der Wurzel wuchsen. Am 24. VIII. hatte sich auch weiter oben rechts (s. Textfig. 8) gleichfalls auf der Konvexseite eine weitere kleine Seitenwurzel entwickelt, die ebenso unbeeinflusst durch die Schwerkraft bis zur Glaswand geradlinig weiter wuchs. Auch die Seitenwurzeln 2. Ordnung zeigten einen annähernd 90° betragenden Abzweigwinkel.

Ein weiterer Versuch wurde am 25. VIII. mit einer dekapierten in Wasser gesenkten Wurzel unternommen, die bis 11. IX. eine ca. 11 cm lange Ersatzwurzel 8 cm über dem Stumpf gebildet hatte. Sie wuchs annähernd horizontal so, wie sie aus der abwärts gestellten Hauptwurzel entsprang bis zur Wand des Glases. Dasselbe ageotrope Verhalten zeigten dann noch 2 weitere, 6 und 7 cm lange Seitenwurzeln. Die erste Wurzel hatte 13 Seitenwurzeln 2. Ordnung getrieben, von denen 4 auf der Oberseite entsprangen und einen spitzeren Winkel bildeten als die auf den Flanken und der

Unterseite inserierten. Bisweilen scheint bei Seitenwurzeln 2. Ordnung schwacher Geotropismus auch vorhanden zu sein, während er bei solchen 1. Ordnung nicht erkennbar war. Auf Längsschnitten durch die Spitze ist wohl Stärke in der Columella wie auch weiter oben im Periblem festzustellen, diese aber sehr kleinkörnig und anscheinend nicht verlagerungsfähig. Sie war entweder im Plasma diffus verteilt oder kranzförmig um den Kern gelagert. Es bestehen offenbar hier dieselben Schwankungen und Unsicherheiten wie bei Haftwurzeln (s. S. 45).

Zwar wurden bei einigen Seitenwurzeln 1. Ordnung beim Drehen des Kastens um 45° oder 90° geringe Abweichungen von der ursprünglichen Wachstumsrichtung beobachtet, sie können aber schon deshalb nicht als geotropisch bedingt angesprochen werden, weil andere gleichalte Seitenwurzeln diese Schwenkung nicht mitmachten, die Abweichungen auch nicht in dem Maße erfolgten, wie der Kasten gedreht wurde, und durch Bodenpartikel so kleine Schwankungen in der Wuchsrichtung auch bedingt sein konnten.

Auch an einer Reihe von in Schleifenform in den Wurzelkasten gebrachten Luftwurzeln von *Vitis pterophora* und *V. repens* ergab sich kein Anhaltspunkt dafür, daß den Nebenwurzeln 1. Ordnung Schwereempfindung stets eigen ist. Dieselben traten auch hier vorwiegend auf der nach unten gerichteten Seite der Hauptwurzel auf, ferner besonders an den konvexen Krümmungsstellen. Sie wuchsen dann meist senkrecht von der Mutterwurzel ab. Diese Seitenwurzeln sind aber hydrotropisch wie auch die Luftwurzel selbst. Gelangten Seitenwurzeln 1. und 2. Ordnung an die Oberfläche der Erdschicht des Wurzelkastens, so wuchsen sie an der feuchten Erdschicht entlang, desgleichen wenn sie durch die kleinen Löcher der Seitenwände des Wurzelkastens ins Freie gelangten, an der Blechwand entlang.

Ersatzwurzeln, also Seitenwurzeln, die infolge Verletzung der Spitze der Luftwurzel auftraten, verhielten sich ganz wie intakte Luftwurzeln und zeigten in Erde eingeleitet, das gleiche geotropische Verhalten wie jene. Es wuchs jede dieser Wurzeln unter ca. 45° in Erde abwärts.

Bei den in Wasser geleiteten Luftwurzeln von *V. pterophora* und *repens* traten auch an ausgewachsenen Teilen Seitenwurzelbildungen auf. Am besten reagierten hier in Schleifen oder bogenförmig in Wasser eingesenkte Wurzeln, bei denen die wachsende Spitze in Luft verblieb. Neben reicher Wurzelbildung (fast ausschließlich auf der Unterseite) zeigten die Wurzeln besonders bei

V. repens starke lentizellenartige Wucherungen, die an der Wurzel bis 1 cm über der Wasseroberfläche noch auftraten. Dieselben täuschten anfangs Atemwurzeln vor, erwiesen sich aber als gefäßlose weiße luftthaltige Rindenwucherungen (s. Taf. III, Fig. 18 u. 19). (Über ihre Anatomie vgl. anatom. Teil, S. 90.)

Wie bei den bisher untersuchten Ampelideenluftwurzeln tritt Verzweigung bei Luftwurzeln von *Luffa* außer nach Eintritt in den Boden, in der Luft erst bei Verletzung (Dekapitierung oder Eingipsen der Spitze) über dem Stumpfende auf. Gelegentliches Auftreten von Verzweigungen bei Luftwurzeln, die noch nicht den Boden erreicht hatten, hatte wohl immer eine Wachstumsstörung zur Voraussetzung. Bei solchen aus nicht weiter ersichtlichen Gründen zum Wachstumsstillstand gekommenen Wurzeln wurden latente Seitenwurzelanlagen im Perikambium festgestellt. Es dürften also die Luftwurzeln von *Luffa cylindrica* den Erdwurzeln noch näher stehen als die von *Vitis*. Die Weiterentwicklung dieser Anlagen wird aber durch intensives Wachstum in Luft gehindert.

Nach Dekapitierung treiben Ersatzwurzeln bei *Luffa* meist in größerer Zahl als bei *Vitis*-Arten aus dem Kallusstumpf aus, und zwar bei senkrecht herabhängendem Wurzelstumpf in einem \pm regelmäßigen Kranz von 5 oder 6 entsprechend der Anzahl der Gefäßbündel der Wurzel. Treten mehr wie 6 auf, so stehen die überzähligen in Orthostichen übereinander.

Bei solchen bis zu 3 übereinanderstehenden Seitenwurzeln einer Orthostiche war bezüglich der Länge der einzelnen Wurzeln eine Korrelation nicht feststellbar.

Da horizontal in Erde eingegrabene Luftwurzeln sowohl bei Ampelideen (s. S. 51) als auch bei *Luffa* eine Förderung der Seitenwurzelsbildung auf der Unterseite erkennen ließen, die auf der Oberseite und an den Flanken meist ganz unterblieb, war zu erwarten, daß auch an horizontal orientierten dekapitierten Luftwurzeln die Schwerkraft von Einfluß auf die Ersatzwurzelsbildung sein könnte. Das war auch tatsächlich der Fall.

Es wurden am 27. VI. 28 5 Wurzeln von *Luffa cylindrica*, deren Spitzen in 2 mm Länge abgetragen worden waren, horizontal aufgehängt. Die folgenden 3 Tage zeigte der Stumpf noch Wachstum, dann brachen Ersatzwurzeln aus dem Kallus. Bis 7. VII. hatten sich entwickelt bei

- Wurzel 1 nur 1 Ersatzwurzel von 75 mm Länge auf der Unterseite,
 „ 2 1 Ersatzwurzel von 40 mm Länge (unten) 1 Ersatzwurzel von 7 mm auf einer Flanke schräg abwärts,

- Wurzel 3 nur 1 Ersatzwurzel von 4 mm unten,
„ 4 4 Ersatzwurzeln von 90, 98, 74 und 56 mm (die zweite von 98 auf der Unterseite, die letzte von 56 mm auf der Oberseite).
„ 5 3 Ersatzwurzeln von 18, 151, 6 mm (151 auf Unterseite, die beiden andern auf Flanken).

Bei 3 weiteren einer als *Luffa gigantea* ht. (starkwüchsigen Varietät von *Luffa cylindrica* ROEM.) bezeichneten Pflanze, deren Spitzen um 2 respektiv 3 mm dekapitiert und horizontal aufgehängt worden waren, zeigten sich noch stärkere Unterschiede, die sich aber später wieder ausglich.

Die Luftwurzeln von *Luffa* zeigten sonst keinen Geotropismus, solange sie noch in Luft wuchsen.

Wurzeln, die in mit Watte ausgestopften Gummiringen horizontal frei aufgehängt wurden, wuchsen in allen Fällen geradlinig weiter, ohne daß die leiseste Abwärtskrümmung der Spitze oder der mehrere Zentimeter betragenden Wachstumszone dabei aufgetreten wäre. Horizontal mit der Spitze in den Wurzelkasten eingeleitete Wurzeln nahmen aber alsbald eine schräge Wuchsrichtung ein und wuchsen unter einem Winkel von 30—40° schräg abwärts. Die nach der „Bewurzelung“ reichlich austreibenden Seitenwurzeln, die zuerst auf der Unterseite (Wirkung der Schwerkraft) austrieben, dann auch auf den Flanken und der Oberseite sich bildeten, ließen auch keinen Geotropismus erkennen. Es verhält sich also *Luffa* hinsichtlich des Geotropismus nach dem Erfassen des Erdbodens ganz wie *Vitis pterophora*.

Araceenwurzeln.

a) *Philodendron elegans* KRAUSE.

Eine am 27. VI. in der Luft im Wattering horizontal aufgehängte Luftwurzel hat sich bis 30. VI. scharf unter 45° abgekrümmt und wächst unverändert in dieser Richtung fort. Sie ist also schon während ihres Luftlebens geotropisch, außerdem auch hydrotropisch (vgl. auch die entsprechenden Versuche mit *Synonium*).

Eine Mitte Juni 1926 horizontal mit der Spitze in einen Wurzelkasten eingeleitete Luftwurzel von *Philodendron elegans* wuchs unter einem Winkel von ca. 45° abwärts. Der Kasten wurde am 27. VI. um etwa 45° auf der einen Kante gekippt. Am gleichen Tage wird eine zweite Wurzel (B) eingeleitet, die mit der Spitze horizontal (im aufgekippten Kasten) liegt.

Die erste Wurzel A ändert vom 27. VI. ihre bisherige Wuchsrichtung, wenn auch der Winkel ein flacherer (etwa 25°) nur ist. Wurzel B wächst unter ca. 30° abwärts, verflacht Anfang Juli dann auch etwas ihren Wuchsrichtungswinkel.

Am 28. VII. wird der Versuch abgebrochen. Die Seitenwurzeln 1. Ordnung, die sich bei beiden Wurzeln gebildet hatten, zeigten kein ausgesprochen geotropisches Verhalten. Sie wuchsen in steilem Winkel von der Hauptwurzel ab, ohne daß die nach oben gerichteten sich nach abwärts einstellten. Die obersten Seitenwurzeln erreichten auch in größerer Anzahl die Erdoberfläche des Wurzelkastens und wuchsen nun auf derselben hin, waren also wie die Haftwurzeln hydrotropisch empfindlich. Auch Haptotropismus ist vorhanden, denn zufällig an die Mauer des Gewächshauses gelangte Luftwurzeln wuchsen an dieser entlang und schmiegen sich auch den Krümmungen des Torbogens an.

Der mangelnde Geotropismus der Seitenwurzeln 1. Ordnung erwies sich auch bei einem Kastenversuch mit einer eingeleiteten Luftwurzel von

b) *Philodendron Imbe* SCHOTT.

Die Hauptwurzel besitzt Statolithenstärke in der Kolumella. Eine Anfang August 26 horizontal in Erde eingeleitete Luftwurzel wuchs nur unter ca. 25° abwärts und bildete bis Ende August 5 Seitenwurzeln, die senkrecht von der Mutterwurzel abwuchsen. Am 8. IX. wurde der vorher gut durchfeuchtete Kasten auf der Oberseite mit einem Gipsbrei geschlossen und auf die hohe Kante gelegt, also um 90° gedreht. Keine der inzwischen gebildeten 9 Nebenwurzeln (die letzten 4 waren an einer Konvexkrümmung nach oben aufgetreten) änderte die bisherige Wuchsrichtung. Die Hauptwurzel reagierte entsprechend auf die Schwenkung.

c) *Syngonium podophyllum* SCHOTT.

An den Stengelknoten dieser kletternden Aracee entspringen in einem Kranze mit Wurzelhaaren versehene positiv hydrotropische und stark negativ heliotropische (auch haptotropisch empfindliche) Haftwurzeln, sowie immer unter der Mitte einer Blatinserktion vereinzelte bandförmig abgeplattete lang herunterwachsende Nährwurzeln mit schleimiger etwa 4—5 cm langer gelbgrüner Spitze. Solche in einen geschwärzten lichtdicht verschlossenen Kasten mit der Spitze horizontal eingeführt, erwiesen sich ebenfalls in Luft

schon als geotropisch. Negativer Heliotropismus ist noch stärker ausgebildet. Es krümmen sich frei herabhängende einseitig beleuchtete Luftwurzeln von der Lichtquelle ab. Dieser negative Heliotropismus ist aber auch beim Erdwachstum noch vorhanden. Es mußten die Erdversuche im durch Blechscheibe abgeblendeten Wurzelkasten ausgeführt werden, da die der Glasscheibe anliegenden Wurzelspitzen sich sonst abbogen.

In Erde horizontal eingeleitete Wurzeln wuchsen meist unter ca. 45° , andere unter steilerem Winkel ($60-70^\circ$) abwärts. Es bildete sich bei diesen bis 2 cm über dem Erdboden noch ein dichter Seitenwurzelfilz. Neben den dünnen Seitenwurzeln 1. Ordnung traten auch einige wenige dickere, weniger abgeplattete Seitenwurzeln auf. Sie traten an der Knickstelle auf, als die eingeleiteten Wurzeln den unterem Topfrand bzw. Boden des Wurzelkastens erreichten.

Die Seitenwurzeln erwiesen sich bei Lageveränderung des Wurzelkastens als nicht geotropisch.

5. Dekapitierungsversuche an Luftwurzeln.

Die Frage, ob Dekapitierung unter allen Umständen Wachstumseinstellung bewirkte, und ob dieses Wachstum je nach der Größe der abgetragenen Spitze schneller oder langsamer zum Ausklingen komme, wurde an einer Reihe von weiteren Dekapitierungen an Luftwurzeln von *Vitis pterophora* und *Luffa cylindrica* 1928 geprüft.

Vitis pterophora BAK.

Dekapitiert wurde am 20. VI. [] Dekapitierte Spitze in mm.

Nr. 1.	36 cm lang.	Dek. Sp. 2 mm am 20. VI.							
		19.	20.	21.	22.	23.	25.	26.	27.
Tageszuwachs in mm		69 [2]	62	36	39	28 in 2 T. i. D. 14	2	0	0

Ausgewachsen am 7. Tage. Gesamtzuwachs 153 mm.

Nr. 2.	44 cm lang.	Dek. Sp. 1 mm am 20. VI.							
		19.	20.	21.	22.	23.	25.	26.	27.
Tageszuwachs in mm		137 [1]	141	128	126	130 in 2 T. i. D. 65	24	0	0

Ausgewachsen am 7. Tage. Gesamtzuwachs 484 mm.

Nr. 5.	124 cm lang.	Dek. Sp. 4 mm.							
		19.	20.	21.	22.	23.	25.	26.	27.
Tageszuwachs in mm		69 [4]	70	68	59	73 in 2 T. i. D. 36,5	7	0	0

Ausgewachsen am 7. Tage. Gesamtzuwachs 277 mm.

Nr. 6.	82,5 cm lang.	Dek. Sp. 1 mm.							
		19.	20.	21.	22.	23.	25.	26.	27.
Tageszuwachs in mm		63 [1]	57	31	37	38 in 2 T. i. D. 19	5	3	2

Ausgewachsen am 9. Tage. Gesamtzuwachs 154 mm.

Nr. 7.	72 cm lang.	Dek. Sp. 1 mm.							
		19.	20.	21.	22.	23.	25.	26.	27.
Tageszuwachs in mm		84 [1]	79	82	70	69 in 2 T. i. D. 34,5	3	0	0

Ausgewachsen am 7. Tage. Gesamtzuwachs 303 mm.

Nr. 8.	102 cm lang.	Dek. Sp. 5 mm.							
		19.	20.	21.	22.	23.	25.	26.	27.
Tageszuwachs in mm		65 [5]	54	56	30	17 in 2 T. i. D. 8,5	0	0	

Ausgewachsen am 5. Tage. Gesamtzuwachs 157 mm.

Nr. 9. 49 cm lang. Dek. Sp. 2 mm.

	19.	20.	21.	22.	23.	25.	26. VI.
Tageszuwachs in mm	50 [2]	38	37	19	6 in 2 T. i. D. 3	0	
Ausgewachsen am 5. Tage. Gesamtzuwachs 90 mm.							

Nr. 10. 108 cm lang. Dek. Sp. 10 mm.

	19.	20.	21.	22.	23.	25.	26. VI.
Tageszuwachs in mm	138 [10]	117	56	29	14 in 2 T. i. D. 7	0	
Ausgewachsen am 5. Tage. Gesamtzuwachs 316 mm.							

Nr. 11. 122 cm lang. Dek. Sp. 5 mm.

	19.	20.	21.	22.	23.	25.	26. VI.
Tageszuwachs in mm	126 [5]	93	56	44	1 in 2 T.	0	
Ausgewachsen am 5. Tage. Gesamtzuwachs 194 mm.							

Nr. 12. 75 cm lang. Dek. Sp. 2 mm.

	19.	20.	21.	22.	23.	25.	26. VI.
Tageszuwachs in mm	88 [2]	79	71	52	40 in 2 T. i. D. 20	0	
Ausgewachsen am 6. Tage. Gesamtzuwachs 242 mm.							

Nr. 13. 60 cm lang. Dek. Sp. 1 mm.

	19.	20.	21.	22.	23.	25.	26.	27.	28. VI.
Tageszuwachs in mm	139 [1]	151	161	136	137 in 2 T. i. D. 63,5	14	5	0	
Ausgewachsen am 8. Tage. Gesamtzuwachs 604 mm.									

Nr. 14. 63 cm lang. Dek. Sp. 2 mm.

	19.	20.	21.	22.	23.	25.	26.	27.	28. VI.
Tageszuwachs in mm	115 [2]	97	70	31	43 in 2 T. i. D. 21,5	0	0		
Ausgewachsen am 6 Tage. Gesamtzuwachs 241 mm.									

Es wurden am 19. VI. 14 Wurzeln gemessen und markiert. Nach Feststellung des Tageszuwachses vom 19.—20. VI. wurde diese Wurzel dekapiert [] und die weiteren Zuwachsgrößen in der horizontalen Kolonne angegeben. Bei Wurzel 1, 2 und 13 war die markierte Zone sicher kleiner als die Wachstumszone, weshalb die bei diesen Wurzeln am 20. VI. abgelesenen Werte zu klein sind. In der wechselnden Temperatur dieser Tage (19. und 20. VI. waren trüb und kalt, 21.—23. VI. sehr heiß, 24. und 25. VI. schwül mit teilweisen Regenfällen) dürfte es begründet liegen, daß die Tageszuwachsgrößen nicht stetig abnehmen, sondern dieselben Schwankungen zeigen wie an normalen Wurzeln. Es waren ausgewachsen respektive kamen zum Wachstumsstillstand immer zuerst die Wurzeln, bei denen ein größerer Teil der Spitze entfernt worden war.

Luffa cylindrica ROEM.

Wir sahen schon bei *Vitis*, daß nach Dekapitierung (sofern nicht die ganze Wachstumszone entfernt wurde) das Wachstum noch eine Zeit lang weiterging, dann aber (oft unter Kallusbildung) allmählich abklang, wobei Verzweigung aus dem Kallus oder oberhalb desselben aus dem Perizykel erfolgte.

Es wurden bei 2 *Luffa*-Wurzeln (L_1 und L_3) am 22. VI. je ein Millimeter der wachsenden Spitze entfernt.

L_1	war am 21. VI. vorm. 8 ⁴⁰	366 mm lang	
	" 22. VI.	408 " (42)	Wurzel wird 30 mm aufwärts markiert, Spitze von 1 mm entfernt
Stumpf	22. VI.	407 mm	Wz ca. 50 mm
	23. VI.	446 " (39)	
	24. VI.	509 " (43)	
	25. VI.	545 " (36)	
	26. VI.	570 " (25)	Beginn der Kallusbildung
	27. VI. 12 ⁴⁰ mitt.	586 " (16)	Wz ca. 25 mm
	28. VI.	592 " (6)	"
	29. VI.	595 " (3)	Wz ca. 10 mm
	30. VI.	595 " (0)	Kallus in ca. 2 mm Größe wird entfernt
	1. VII.	593 mm	In der Folgezeit nahm der Stumpf das Wachstum nicht mehr auf.
L_2	ist am 21. VII.	544 mm lang	
	" 22. VII.	610 " (66)	
	" 23. VII.	664 " (54)	Spitze von 1 mm wird abgetragen
Stumpf	23. VII.	663 mm	
	24. VII.	713 " (50)	Wz ca. 50 mm
	25. VII.	746 " (33)	
	26. VII.	773 " (27)	Wz ca. 45 mm; Beginn d. Kallusbild.
	27. VII. 12 ⁴⁰ mitt.	793 " (20)	Wz kleiner als 30 mm
	28. VII.	802 " (9)	
	29. VII.	805 " (3)	Wz ca. 10 mm
	30. VII.	805 " (0)	
	1. VIII.	805 " (0)	Kallus etwa 1 mm groß wird entfernt, i. d. Folgezeit kein Wachstum mehr.

Das Wachstum steht in Korrelation mit der nach der Verwundung einsetzenden Kallusbildung, doch erlischt es nicht vor oder gleichzeitig mit dieser, sondern einige Tage später. Durch die Entfernung des Kallus nimmt aber der Stumpf das gestörte Längenwachstum nicht wieder auf, vielmehr wird neues Wundgewebe gebildet und Seitenwurzelanlagen treiben aus.

Wurden Wurzeln eingegipst, so erfolgte Seitenwurzelbildung über oder innerhalb des Gipsblockes, in letzterem Falle kam es sogar zweimal zu dessen Sprengung.

Es werden weiter am 20. VI. 6 Luftwurzeln gemessen, markiert und ihr Tageszuwachs bis 21. VI. festgestellt, danach um den bei 5 Wurzeln gleichen Betrag von 3 mm dekapitiert. Wurzel 3a und 3b sind Ersatzwurzeln einer verletzten Wurzel. Während 3a dekapitiert wurde, blieb die gleichlange Schwesterwurzel 3b zur Kontrolle intakt (s. die folgende Tabelle).

Das Wachstum kommt viel schneller als bei *Vitis* zum Stillstand. Dabei wirkte sich die Dekapitierung am ersten Tage noch fast gar nicht aus. Trotzdem, daß der Stumpf um 3 mm kürzer wurde (Kürzung der wachsenden Zone), erfolgte bei Nr. 1, 3a, 4 und 5 sogar eine geringe Steigerung. Dann aber erfolgte ein viel rapideres Sinken des Wachstums, so daß es am übernächsten Tage unter gleichzeitiger Kallusbildung schon zum Stillstand kam. Bei den 1926 nur um 1 mm dekapitierten Luftwurzeln klang das Wachstum langsamer aus.

Wurzel Nr.	Länge in cm	Tageszuwachs in mm in der Zeit vom						Gesamtzuwachs d. Stumpfes
		20.	21.	22.	23.	24.	25. VI.	
1	63	83	82	32	1	0		115 mm
2	68	77	65	14	0	0		79 "
3a	70	78	79	29	0	0		108 "
3b	70	48	63	79	bis 25. VI. 100 mm (Schwesterwurzel vom gleichen Knoten, nicht dekapitiert)			
4	68	81	90	35	0	0		125 mm
5	42	78	77	30	0	0		107 "

In der folgenden Tabelle sind die Wachstumsinderungen bei verschieden langen und verschieden kräftigen Wurzeln nach Dekapitierung zusammengestellt. Die Angabe kr. (kräftig) und s. (schwach) soll die Stärke und Wachstumsintensität charakterisieren. Die Wurzeln sind nach ihrer Länge bei Versuchsbeginn (1. Spalte) geordnet. Dann folgt die Angabe über die Größe der abgetragenen Spitze in Millimeter, an welchem Tage nach der Dekapitierung das Wachstum zum Stillstand kam, und um wieviel Millimeter der Stumpf noch in dieser Zeit gewachsen ist. In der vorletzten Spalte ist das Tageswachstum vor der Dekapitierung angegeben und dieses schließlich zum Gesamtzuwachs nach der Dekapitierung in Verhältnis gesetzt.

Vergleichende Zusammenstellung über Wachstumsänderung bei verschiedenen alten Wurzeln und verschiedener Größe der dekapitierten Spitze.

A. *Vitis pterophora*.

(Die Werte vom Jahre 1926 s. S. 15 in der Tabelle nicht mit aufgeführt.)

Länge der Wurzel bei Versuchsbeginn in mm	Dekapitierte Spitze in mm	Wachstum kommt z. Stillstand am Tage	Gesamtwachstum d. Stumpfes in dieser Zeit nach d. Dek. in mm	Tageswachstum vor der Dekapitierung in mm	Gesamtwachst. nach Dek. Tageswachstum vor Dek.
kr. 29	3	5.	41	17	41 : 17 = 2,4
kr. 40	2	7.	199	41	199 : 41 = 4,8
s. 53	4	4.	29	17	29 : 17 = 1,7
kr. 75	4	4.	52	29	52 : 29 = 1,8
kr. 77	4	5.	107	40	107 : 40 = 2,7
s. kr. 106	2	7.	363	80	363 : 80 = 4,5
s. 361	2	7.	153	69	153 : 69 = 2,2
kr. 440	1	7.	484	137	484 : 137 = 3,6
s. 491	2	5.	90	50	90 : 50 = 1,8
kr. 602	1	8.	604	139	604 : 139 = 4,3
kr. 632	2	6.	241	115	241 : 115 = 2,1
kr. 723	1	7.	303	84	303 : 84 = 3,6
kr. 751	2	6.	242	88	242 : 88 = 2,6
s. 825	1	9.	154	63	154 : 63 = 2,4
s. 1021	5	8.	157	65	157 : 65 = 2,4
kr. 1082	10	5.	316	138	316 : 138 = 2,2
kr. 1220	5	5.	194	126	194 : 126 = 1,5
kr. 1243	4	7.	277	69	277 : 69 = 4,0

Die Endzahlen geben auch ein ungefähres Bild der Kräftigkeit der Wurzel. Dekapitation bewirkt bei einer schwächeren und jüngeren Wurzel eher Wachstumsstillstand als bei einer kräftigeren und älteren (bei der die Wachstumszone schon größer ist). Es kommen jüngere kürzere Wurzeln auch früher zum Stillstand nach Dekapitation. Die erreichte Endlänge dürfte mit der bei älteren Wurzeln im Verhältnis zur Wuchsenenergie dieselbe sein.

B. *Luffa cylindrica*.

Länge der Wurzel bei Versuchsbeginn in mm	Dekapitierte Spitze in mm	Wachstum kommt z. Stillstand am Tage	Gesamtwachstum d. Stumpfes in dieser Zeit nach d. Dek. in mm	Tageswachstum vor der Dekapitierung in mm	Gesamtwachst. nach Dek. Tageswachstum vor Dek.
ca. 420	3	2.	107	78	107 : 78 = 1,3
ca. 630	3	3.	115	83	115 : 83 = 1,4
ca. 680	3	2.	79	77	79 : 77 = 1,0
ca. 680	3	2.	125	81	125 : 81 = 1,5
ca. 700	3	2.	108	78	108 : 78 = 1,4

¹ war nur in cm angegeben.

Das Wachstum kommt also bei *Luffa* viel früher zum Stillstand¹⁾ wie bei *Vitis pterophora*. Auch waren hier wegen der Gleichheit der dekapitierten Region und der gewählten Wurzellängen die Verhältniszahlen nicht so verschieden wie bei *Vitis*.

¹⁾ Die Ersatzwurzeln, die in der Anlage schon vorhanden sind, treiben nach Dekapitierung auch entsprechend früher aus als bei *Vitis*.

6. Transpirations- und Wachstumsmessungen an isolierten Spitzen.

Die Messungen des Tageszuwachses an Luftwurzeln von *Vitis pterophora* und *Luffa cylindrica* im Sommer 1926 ergaben tägliche individuelle Schwankungen, für die eine Erklärung damals nicht angegeben werden konnte.

BLAAUW, der mit Luftwurzeln von *Cissus pubiflora* var. *papillosa* arbeitete, die bei einer Gesamtlänge von 20—30 m nur Tageszuwachs zwischen 4,5 und 11,5 cm, im Durchschnitt nur 7 cm pro Tag aufwiesen (bei einer Länge der wachsenden Region von 30 bis 100 cm) machte gewöhnlich zweimal am Tage Messungen, um 8 Uhr früh und um 4 Uhr abends. Er fand dabei immer das Tageswachstum in den 8 Tagesstunden viel geringer als die Hälfte des Wachstums in den 16 nächtlichen Stunden (a. a. O., S. 274), obwohl am Tage die Temperatur höher war. Seine Verdunkelungsversuche ergaben aber, daß das Licht für diese Unterschiede nicht verantwortlich gemacht werden könne (34 Proz. Zuwachs im Dunkeln gegen 34,7 Proz. Zuwachs im Licht). Auch Verkürzungen der Wurzeln, wie sie BLAAUW (S. 277) während des Tages an seinen Wurzeln beobachtete, konnten an unsern Wurzeln im ständig wasserdampfgesättigten Victoriabaus nicht konstatiert werden. Die Ursache für diese Periodizität erblickt BLAAUW in der Länge der Wurzeln (20 bis 30 m gegenüber 2—3 m), die ihr Wasser seitlich aus den großen Hauptbahnen empfangen müssen und tagsüber, wo die Transpiration der Pflanzen am größten ist, unter zeitweiligem Wassermangel leiden.

Die Angaben BLAAUW's, daß das Licht ohne Einfluß auf die Wachstumsgröße sei, fanden wir an unseren Verdunkelungsversuchen bestätigt. Von Einfluß ist aber wahrscheinlich die Temperatur und auch der Feuchtigkeitsgehalt der Luft.

Wenn auch Benetzungsversuche durch \pm langes Eintauchen der Luftwurzeln in schwache Eisenchlorid- und Lithiumnitratlösung keine Aufnahme dieser Salze durch die Epidermis in der wachsenden Region, geschweige in der ausgewachsenen (Korkbildung) ergaben, so schien eine Verkürzung der Wurzel durch starke Transpiration in trockener Luft resp. Ausdehnung durch Quellung in besonders feuchter Atmosphäre nicht ausgeschlossen. Es fragte sich also:

1. Gibt die Luftwurzel durch die Epidermis Wasser ab? 2. Wie erfolgt die Wasserverteilung in der Luftwurzel? 3. Vermag die gewelkte Luftwurzel wieder Wasser durch die Epidermis aufzunehmen?

Darüber mußten abgeschnittene Luftwurzeln Aufklärung geben.

Zu 1. Am 17. VII. 1928 werden rote Luftwurzelstücke von *Vitis pterophora* mit Spitze von etwa 1 m Länge und ältere ausgewachsene Stücke, die bereits Kork gebildet hatten, an den Enden mit flüssig gemachtem Paraffin geschlossen und in bestimmten Abständen von 5 und 10 cm markiert. Sie bleiben lang ausgestreckt auf dem Tisch des Zimmers bei 23° C liegen. Wasserabgabe, die sich in Schrumpfung der Epidermis und Verkürzung äußern muß, kann nur durch die Epidermis erfolgen, ebenso ein Wiederaufnehmen von Wasser nach längerem Liegen in Wasser. Vorversuche hatten nämlich gezeigt, daß eine durch Liegen an der Luft vollkommen welk gewordene Luftwurzel in Wasser gebracht, wieder turgeszent geworden war; es konnte aber dort auch die Wasseraufnahme an der Schnittfläche erfolgt sein. Abgeschnittene Luftwurzeln welkten immer von der Schnittfläche beginnend; die wachsende Region blieb bis zuletzt turgeszent (mit Ausnahme der kurzen, grünlichen Vegetationsspitze, die in trockener Luft sehr schnell schrumpfte). Es findet also eine Ansaugung des noch verfügbaren Wassers nach der Spitze statt. Abgeschnittene Luftwurzeln zeigten in Luft kein Wachstum, weil die Schrumpfung infolge Wasserverlustes zu groß war und dieses verdeckte. Es traten vielmehr deutliche Verkürzungen ein, und zwar, wenn noch rot gefärbte, also nicht zu alte Wurzelstücke dazu verwandt wurden. Die Schrumpfungen begannen von der Schnittfläche und schritten nach der Spitze zu fort. Diese Schrumpfung erfolgt ziemlich rasch. So war eine am 16. VII. abgeschnittene Luftwurzel von 324 mm Länge nach einer Stunde Liegens auf der Tischplatte des 24° C warmen Zimmers um 8 mm kürzer geworden. Nur die wachsende Region bis etwa 20 cm aufwärts der Spitze war noch vollkommen turgeszent und ihre Epidermiszellen (mit Ausnahme des Vegetationspunktes) noch nicht geschrumpft. Nach einer weiteren Stunde war die Wurzel wieder um 6 mm kürzer geworden, und nach einer weiteren Stunde nochmals um 3 mm. Sie hatte sich in den ersten drei Stunden also von 324 auf 307 mm verkürzt, also um 17 mm = 5,5 Proz. In den nächsten drei Stunden verkürzte sie sich auf 304 mm, wobei die Schrumpfung der Epidermis und Rinde immer weiter spitzenwärts fortschritt. (Wassertransport aus den älteren Teilen nach der Spitze zu.) Die an der Spitze noch immer wasserreiche Wurzel wird in Wasser gelegt, in dem sie untersinkt (während

frische und turgeszente Wurzeln auf Wasser schwimmen). Nach einer weiteren Stunde ist sie noch immer 304 mm lang, am anderen Morgen nach 18stündigem Liegen in Wasser war sie wieder turgeszent und maß jetzt 331 mm. Da anfangs sicher noch Wachstum bestand, das erst bei der stark geschrumpften Wurzel dann aufhörte, kann die Längenzunahme von 24 mm, die über die ursprüngliche Länge von 324 mm noch hinausgeht, wohl nicht nur durch die Quellung und Dehnung der Membranen durch starke Wasseraufnahme bedingt gewesen sein (vgl. die weiteren Versuche). Der Vegetationspunkt war beim Welkversuch vom Vortage infolge zu starker Wasserabgabe abgestorben und die Spitze in 2 mm Länge gebräunt. Die Wurzel wird am Morgen von der Spitze aus mit Farbmarken versehen, und zwar betragen die Abstände

Sp.—20 mm—50 mm—100 mm—150 mm
 20 mm 30 mm 50 mm 50 mm

Nachmittags 4 Uhr betragen sie 22, 32, 53 und 51 mm, also 158 mm oder eine weitere Zunahme von 8 mm. Diese stark turgeszente Wurzel schwamm wieder auf Wasser; in 90 Proz. Alkohol gebracht, zeigten die Marken nach 18 Stunden Abstände von Sp.—21 mm—31 mm—50 mm—49 mm = 151 mm, also eine Verkürzung durch Wasserentzug von 7 mm. Die Spitze einer anderen jungen Luftwurzel maß im turgeszentem Zustande, wie sie abgeschnitten wurde, 198 mm, nach drei Tagen Liegens an der Luft in vollkommen ausgetrocknetem Zustande 157 mm, hatte sich also um 41 mm = 20,7 Proz. verkürzt. Eine zweite zur gleichen Zeit abgeschnittene Wurzel von 122 mm Länge war in dieser Zeit an der Luft auf 108 mm (14 mm = 11,5 Proz.) zusammengeschrumpft.

Um einen Wasserverlust an der Schnittstelle und der Spitze möglichst auszuschließen, wurden am 17. VII. drei ältere Luftwurzeln, an Schnittfläche und Spitze mit Paraffin abgeschlossen und von der Spitze 5 cm-weise markiert, im Zimmer welken gelassen. 1. Luftwurzel von 100 cm Länge, Beginn 17. VII. 12 Uhr mittags.

Entfernung der Marken von der Spitze.

	Par.	5	10	15	20	25	30	35	40	45	50	60	70	80	90	100	Par.
Abst. in mm		50	50	50	50	50	50	50	50	50	50	100	100	100	100	100	Ende
nachm. 3 Uhr		48	48	49	49	47	49	49	50	49	50	100	unverändert				
abds. 6 Uhr		46,5	44	47	48	48	46	48	49	49	49	99	99	unverändert			

Es war also Abgabe von Wasser durch die Epidermis erfolgt. Die schlaffe Wurzel wird in Wasser untergetaucht (sie konnte noch schwimmen) und am 18. VII. mittags 12 Uhr in vollkommen turgeszentem Zustande gemessen. Die entsprechenden Markenabstände

betrugen 53, 53, 51, 50, 50, 50, 50, 50, 50, 100, 100, 100, 100, 100 mm. Es muß angenommen werden, daß die Wurzel am 17. VII. noch gewachsen ist. Infolge des Paraffinabschlusses war der Wasserverlust ein viel geringerer (vgl. die folgenden Messungen unten).

19. VII. vorm. 11 Uhr	61	58	54	52	50	50 ausgewachsen
20. VII. " 11 "	65	59	54	52	50 . .	ausgewachsen
21. VII. mitt. 12 "	65	59	54	52	50	
22. VII. " 12 "	65	59	54	52		

Eine andere Wurzel P_2 von 128 cm Länge wurde in zwei Teile zerlegt, in einen kürzeren Teil A von 38 cm Länge mit der Spitze und einen älteren, ausgewachsenen Teil B von 90 cm.

A nach Paraffinverschluß der Schnittfläche und der Spitze Markenabstände (von der Spitze bis zur Endmarke 370 mm von der Spitze):

17. VII. mitt. 12 Uhr	20—50—50—50—100	Gesamtlänge 370 mm
17. VII. nachm. 3 "	19—48—47—48—100—100	Gesamtlänge 362 mm, abends 6 Uhr mißt die ganz schlaffe Wurzel 360 mm und wird in Wasser gelegt, wo sie untersinkt. Am 18. VII. 12 Uhr gemessen ist sie 373 mm lang; schwimmt wieder
18. VII. mitt. 12 "	22—51—50—50—100—100	
20 VII. " 12 "	27—55—50	ausgewachsen . . .
21. VII. " 12 "	28—55—50	ausgewachsen.

Der obere Abschnitt B wird in 9 Markierungsteile von je 100 mm eingeteilt und erwies sich am 18. VII. nach dem Liegen an der Luft als unverändert. Ebenso verhielt sich ein ausgewachsener Stumpf von 110 cm Länge einer dekapitierten Wurzel, die aus dem Callus zwei junge Ersatzwurzeln schon gebildet hatte. Es trat weder bei 24stündigem Liegen an der Luft eine Verkürzung ein, noch eine Längenzunahme nach 18stündigem Einlegen in Wasser. Es ist damit bewiesen, daß die kutinisierten Membranen der Luftwurzelepidermis von *Vitis pterophora* für Wasser durchlässig sind, und dieses sowohl von innen nach außen, wie bei der welk gewordenen Wurzel umgekehrt durchtreten kann.

Vermag eine abgeschnittene Luftwurzel noch weiter zu wachsen?

Frei auf den Tisch des Zimmers gelegte abgeschnittene Luftwurzeln zeigten, wie wir gesehen hatten, eine sofort einsetzende Verkürzung infolge von Wasserverlust, die in der ersten Stunde am größten ist und allmählich mit dem Deturgeszieren geringer wird. Wie verhalten sich abgeschnittene Wurzeln, deren Schnittende in Wasser taucht, und die vor Transpirationsverlusten geschützt werden? Wachsen sie weiter, wie lange und wie verteilt sich bei ihnen das Wachstum?

Am 16. VII. mittags 12 Uhr (es war ein sehr heißer Tag, so daß das Thermometer meines Zimmers auf der Nordseite des Instituts 25° C. wies) wurden 6 Luftwurzeln von *Vitis pterophora* V₁ ... V₆ und zwei Luftwurzeln von *Luffa cylindrica* L₁ und L₂ im Gewächshaus unter Wasser abgeschnitten, unter Wasser ins Institut gebracht, von der Spitze aus in 2 cm die erste Tuschemarke angebracht, die folgende bei 5 cm und in weiteren Abständen von 5 cm folgend bis 50 cm von der Spitze. Von da aus wurde weiter in 10 cm-Abständen markiert. V₁ kommt in ein schräg liegendes, mit Glasstopfen verschließbares Standglas mit Wasser, auf dem sie schwimmt; sie ist also in wasserdampfgesättigter Luft. Die Schnittflächen aller Wurzeln werden durch Glasperlen dauernd unter Wasser gehalten. V₂, V₃ und V₆ sind in einer Wanne ganz untergetaucht, V₄ und V₅ nur mit dem Schnittende etwa 5 cm unter Wasser, die übrige Wurzel sonst in Luft. Über die Spitzen wird zum Schutz gegen das Vertrocknen eine feuchtgehaltene Fließpapierhaube gesteckt. Die Zahlen der ersten Reihe geben die Markenabstände bei Versuchsbeginn (16. VII. 12 Uhr) an, wieder von der Spitze links beginnend. Die Messungen (mit römischen Ziffern bezeichnet) erfolgten: I zu Versuchsbeginn; II Zwischenmessung nur in der Spitzenzone am 16. VII. nachm. 4 Uhr, also nach 4 Std.; III 17. VII. früh 9 Uhr (weitere 8 Std., im Gz 21 Std.); Messung IV 17. VII. nachm. 5 Uhr (weitere 8 Std. im Gz 29 Std.); Messung V 18. VII. vorm. 11 Uhr (weitere 18 Std. im Gz 47 Std.); Messung VI 19. VII. vorm. 9 Uhr (weitere 22 Std. im Gz 69 Std.); Messung VII 20. VII. vorm. 11 Uhr (weitere 26 Std. im Gz 95 Std.); Messung VIII 21. VII. mittags 12 Uhr (weitere 25 Std. im Gz 110 Std.); Messung IX 23. VII. vorm. 9 Uhr (weitere 45 Std. im Gz 155 Std.); Messung X 24. VII. vorm. 9 Uhr (weitere 24 Std. im Gz 179 Std.); Messung XI 25. VII. vorm. 10 Uhr (weitere 25 Std. im Gz 204 Std.).

	Abstände der Marken in mm					Gesamt- länge in mm	Zuwachs in mm	Wachstums- zone
V ₁ I	20	30	50	50	50	210		über 21 cm
II	22	—	—	—	—			
III	23	38	59	56	62	238	28	über 21 cm
IV	25	39	60	56	62	242	4	zw. 10 u. 15 cm
V	27	41	60	56	62	246	4	zw. 5 u. 10 cm
VI	30	43	60	56	62	251	5	zw. 2 u. 5 cm
VII	33	44	60	ausgewachsen		255	4	zw. 2 u. 5 cm
VIII	35	44				257	2	
IX	35	44				Ges. 47		

	Abstände der Marken in mm							Gesamt- länge in mm	Zuwachs in mm	Wachstums- zone
V ₂ I	20	30	50	50	50	50	25	275		
II	22	—	—	—	—	—	—			
III	24	36	58	55	51	50	25	299	24	über 15 cm
IV	27	40	59	55	unverändert			307	8	zw. 7 u. 10 cm
V	30	42	59	55	"			312	5	zw. 3 u. 7 cm
VI	34	44	59	55	"			318	6	wenig üb. 3,5 cm
VII	38	45	59	55	"			323	5	
VIII	41	45	59	55	"			328	3	
IX	43	45	ausgewachsen . . .					340	2	
X	44	45	"					341	1	Wz. zuletzt nicht mehr gem.
XI	44	45	"						Ges. 54	

Die Wachstumszone war nach 3 Tagen (VII) immer noch etwa 3,5 cm groß.

Die Wachstumszone war nach 3 Tagen (VII) immer noch etwa 3,5 cm groß.

V ₃ I	20	30	50	50	50	100		300		
II	22	—	—	—	—	—				
III	25	38	65	60	57	103		348	48	über 20 cm
IV	29	43	67	60	ausgewachsen			359	11	zw. 7 u. 13 cm
V	32	45	68	60	"			365	6	zw. 4 u. 7 cm
VI	39	47	68	60	"			374	9	etwas größer als 5 cm
VII	45	48	68	60	"			381	7	
VIII	50	49	68	60	"			387	6	zw. 2 u. 5 cm
IX	56	50	68	60	"			393	7	
X	59	50	68	60	"			396	3	
XI	60	50	68	60	"			397	1	

Ges. 98

V ₄ I	20	30	50	50	50	100	100	70	470		
II	21	—	—	—	—	—	—	—			
III	21	31	49	49	50	50	100	100	70		
IV	25	32	49	49	50	50	100	100	70		Zw. 10 u. 15 cm
Wurzel wird um 5 Uhr in Wasser ganz untergetaucht bis Messung V											
V	31	35	52	51	50	50	100	100	70	489	19
VI	38	36	52	51	50	50	100	100	70	499	10
VII	44	37	52	ausgewachsen . . .						506	7
VIII	51	37	52	"						513	7
IX	55	37	52	"						517	4
X	55	37	52	"						518	1
XI	56	37	52	"							
XII	56	37	52	"							

Ges. 48

Bei Wurzel V₄ war nur das Schnittende in Wasser, die übrige Wurzel in Luft. Es war an der Luft durch Abgabe von Wasser durch die Epidermis ein äußerlich nicht wahrnehmbares Schrumpfen eingetreten, das zu einer Verkürzung am ersten Tage führte. Dieses wurde durch Einlegen der ganzen Wurzel in Wasser behoben (nach Messung IV). Vgl. auch V₅ und L₁. Der bereits ausgewachsene,

entfärbte Teil der Wurzel streckt sich auch in Wasser nicht mehr. Die Wachstumswerte von 52 und 51 gegenüber, 49 und 49 in Luft sind so zu erklären, daß auch in dieser Zone am 16. VII. noch Wachstum stattgefunden hat, dieses aber durch die Schrumpfung in der Luft nicht augenfällig werden konnte. Die Wachstumszone muß auch bei dieser Wurzel mit größer als 10 cm und kleiner als 15 cm angenommen werden.

	Abstände der Marken in mm									Gesamt- länge in mm	Zuwachs in mm	Wachstums- zone
V ₅ I	20	30	50	50	50	50	50	100	50	450		
II	21	—	—	—	—	—	—	—	—			
III	21	30	51	50	49	49	50	100	50	450!		
Wurzel wird ganz in Wasser gelegt, weil Verkürzung in einzelnen Teilen eintritt												
IV	24	32	52	50	50	50	50	100	50	458	8	
V	31	36	53	51	50	50	50	100	50	471	13	
VI	36	38	53	51	50	50	50	100	50	478	7	zw. 2 u. 5 cm
VII	41	39	53	ausgewachsen . . .						484	6	
VIII	46	39	53							489	5	
IX	50	39	53							493	4	
X	51	39	53							494	1	
XI	unverändert!											
											Ges. 44	
V ₆ I	20	30	50	50	50	50				250		
II	21	—	—	—	—	—						
III	22	35	53	51	51	50				262	12	über 15 cm
IV	25	37	54	52	51	50				269	7	ca. 10 cm
V	27	39	54	52	51	50				273	4	kleiner als 10 cm
VI	30	40	54	52	51	50				277	4	
VII	32	41	54	ausgewachsen						380	3	
VIII	34	41	54							382	2	etwa 3,2 cm
IX	36	41	54							384	2	
X	37	41	54							385	1	
XI	37	41	54							—	—	
											Ges. 35	

Am 21. VII. fühlten sich sämtliche im Wasser liegenden Wurzeln infolge Bakterienansatz schleimig an. Es waren ausgewachsen nach Messung VIII (110 Std.) V₁ Gz 47 mm; nach Messung X (nach 179 Std.) V₂ Gz 54 mm und V₅ Gz 44 mm sowie V₆ Gz 35 mm; nach Messung IX also 204 Std. kamen zum Wachstumsstillstand V₃ mit 98 mm und V₄ mit 48 mm Gesamtzuwachs. Die Werte für V₄ und V₅ mit 48 resp. 44 mm Gesamtzuwachs sind im Vergleich zu der starkwüchsigen V₃ (98 mm) auch noch durch zeitweises Liegen an der Luft zu klein geraten, denn die in Betracht kommenden Abschnitte von 5 cm hinter der Spitze ab, sind nach Messung III

resp. IV, wo die Wurzel wieder ganz unter Wasser getaucht wurde, schon ausgewachsen gewesen und haben sich nur noch etwas gestreckt. Die anderen Wurzeln, die die ganze Zeit unter Wasser gewesen waren, hatten aber gerade in diesem Abschnitt noch bedeutendes Streckungswachstum, besonders V_3 , wo das Streckungswachstum sich über 20 cm erstreckte.

Luffa cylindrica. L_1 die Spitze von ca. 5 cm Länge mit feuchtem Fließpapier umhüllt, die übrige Wurzel in Luft. L_2 ganze Wurzel unter Wasser.

		Abstände der Marken in mm						Gesamt- länge in mm	Zuwachs in mm	Wachstums- zone
L_1	I	20	30	50	50	50	50	250		
	II	24	—	—	—	—	—			
	III	29	31	50	50	50	50		10	wenig über 2 cm
	IV	29	31	50	50	50	50			
	V	28	31	50	50	50	50			
								Das Fließpapier war in der Nacht von Mess. IV—V ausgetrocknet. Die Verkürzung ist auf Schrump- fung zurückzuführen. Die ganze Wurzel trocken gelegt, mißt am 19. VII. früh 9 Uhr:		
		26	30	49	49	50	50			
L_2	I	20	30	50	50	50	50			
	II	22	—	—	—	—	—			
	III	25	30	50	50	50	50	255	5	noch unter 2 cm
	IV	26	30	50	50	50	50	256	1	
	V	26	30	50	50	50	50			

Beide Wurzeln sind nur kurze Zeit noch gewachsen. Bei *Luffa* kommt auch nach Dekapitation das Wachstum am Stumpf viel rascher zum Stillstand. Hier erstreckte sich das Wachstum nur auf eine Zone von ca. 2 cm.

Nach der Wuchshormontheorie soll das Wachstum durch Wuchshormone in der Spitze in Gang erhalten werden. Es müßte nach Entfernung derselben das Wachstum wegen der gleichzeitig entfernten Wuchshormone zum Stillstand kommen.

Hinwiederum bilden sich nach der Dekapitierung, wie wir wissen, neue Ersatzwurzeln, die das Wachstum fortsetzen, also Wuchshormone enthalten müssen, die entweder der Stumpf enthalten oder neu gebildet haben muß. Es wurden deshalb zur Klärung oder weiteren Einengung dieser Fragen im Jahre 1928 noch eine Reihe weiterer Versuche angestellt, die hier anschließend behandelt werden sollen.

Aus vorstehenden Versuchen könnte man schließen, daß die Wurzelspitzen die zu ihrem Wachstum notwendigen Wuchshor-

mone besitzen, weil trotz der Trennung von den älteren Teilen der Wurzel das Wachstum, wenn auch gemindert, längere Zeit weitergeht. Es ist dabei notwendig, daß eine Wasserverschiebung vom Stumpfende nach der wachsenden Spitze erfolgt. Das rasche Welken der abgeschnittenen Wurzel an der Basis (es kommen zur Veranschaulichung des Versuches nur Spitzen von etwa 30—50 cm je nach der Kräftigkeit der Wurzel in Frage, da in größerer Entfernung von der Spitze dieselben schon ausgewachsen und wasserärmer geworden sind) läßt diese Wasserverschiebung deutlich erkennen, auch dann noch, wenn die Spitze (Vegetationspunkt) durch Eintauchen in kochendes Wasser abgetötet wurde. Auch wenn diese Spitze abgeschnitten wurde, findet noch der Weitertransport in die große Streckungszone statt. Das würde dafür sprechen, daß die Regulation der Wasserbewegung autonom, jedenfalls auch eine Zeitlang ohne Mitwirkung der Spitze weitergeht. Ob die Verhältnisse so liegen, daß die von der Spitze abwärts wandernden Wuchshormone längere Zeit nachwirken können, oder sie im Bereich der ganzen, langen Wachstumsstrecke immer wieder neu gebildet werden, so daß die „Pulsationen des Rindenparenchyms“ weitergehen können, bliebe noch zu klären. Der Vegetationspunkt allein kann wohl nicht als ausschließlicher Produzent für diese Hormone angesehen werden, da dekapitierte Stümpfe von *Vitis pterophora* noch 7—8 Tage wachstumsfähig blieben, ebensolange auch längere, isolierte Wurzelspitzen. Freilich kam beim Abnehmen größerer Spitzen das Wachstum des Stumpfes auch schneller zum Stillstand!

Andererseits spräche das raschere Abklingen des Wachstums sowohl der Spitze wie des Stumpfes bei *Luffa* für eine verschieden große Aktivität (Reichweite oder Wirkungsdauer) der Wuchshormone beider Arten. Die Verletzung allein kann nicht schuld daran sein, denn längsgespaltene Luftwurzeln von *Luffa* wie *Vitis pterophora* regenerierten die Wurzelspalthälften wieder zu intakten Wurzeln und setzten das Wachstum ohne große Störung fort. Der Wundrand wird dabei überwältigt, so daß nach einigen Tagen nur noch eine Furche an der Schnittfläche übrigbleibt, die später, nachdem die Wurzel etwa 30 cm weiter gewachsen ist, ganz verschwindet. Die halben Wurzeln sind immer mehr oder weniger nach innen eingerollt; auch wurden mehrfach Torsionen beobachtet. Die Wundflächen werden also konkav, wachsen langsamer oder schrumpfen durch Wasserverlust. Für letzteres spricht, daß nach Vernarbung durch Wundkorkbildung diese Krümmungen sich später etwas ausgleichen, jedenfalls im weiteren Zuwachs nicht beibehalten bleiben.

Vielleicht ist eine Erklärung im schnelleren Abklingen des Wachstums sowohl des Stumpfes wie auch der Spitze bei *Luffa* darin zu suchen, daß hier latente Ersatzwurzelanlagen schon vorhanden sind, während bei *Vitis* das Stumpfende erst solche produzieren muß. Es erfolgt tatsächlich auch der Ersatz der fehlenden Spitze hier viel schneller, was für eine auch früher schon festgestellte Korrelation zwischen Stumpfwachstum und Austreiben der Ersatzwurzelanlagen spricht.

Nach Dekapitierung erfolgte immer eine Wachstumshemmung, die am ersten Tage noch wenig in Erscheinung trat, dann aber sehr rasch das Wachstum zum Stillstand brachte (bei *Luffa* nach zwei weiteren Tagen, bei *Vitis* nach 5—8 Tagen). Noch ehe das Wachstum zum Stillstand kam, setzte die Kallusbildung ein (Korrelation). Doch trieben bereits in einigen Fällen, noch bevor das Wachstum aufhörte, Ersatzwurzeln aus, die sich bei *Vitis* aus dem Kallus und über dem Stumpfende meist in Ein- oder Zweizahl, bildeten, bei *Luffa* in Kranzform je nach der Gefäßbündelzahl zu fünf oder sechs ziemlich rasch aus den vorhandenen Anlagen.

Gipst man dekapitierte Wurzelstümpfe ein, so können, vorausgesetzt, daß die Ersatzwurzeln des Stumpfes nicht den Gipsblock sprengen, diese nicht zur Entwicklung gelangen. Es wäre also, wenn eine Beziehung zwischen dem Wachstumsstillstand des Wurzelstumpfes und den Ersatzwurzeln bestünde, zu erwarten, daß der Stumpf wieder sein Wachstum aufnimmt.

Es wurde (von Mitte Juni 1928) bei 6 Wurzeln von *Vitis pterophora* und 5 *Luffa*-Wurzeln dieser Versuchsweg beschritten. Der markierte zum Stillstand gekommene Stumpf bildete nach 2—3 Tagen schon Kallus, auch kam es bei sofort eingegipsten Stümpfen durch das sogleich einsetzende Dickenwachstum häufig zur Zersprengung des Gipsblockes, weshalb dieser öfters erneut werden mußte. In allen Fällen nahm der etwa $\frac{1}{2}$ cm hoch eingegipste Wurzelstumpf trotz verhinderten Austreibens der Ersatzwurzeln das einmal stillgelegte Wachstum nicht wieder auf, sondern ließ weitere Ersatzwurzeln oberhalb des Gipsverbandes austreiben. Wurden diese abgeschnitten, so war der Erfolg der gleiche. Wie Dekapitation wirkt also auch Eingipsen der Spitze. Bei *Luffa* traten an drei solcher Wurzeln Wurzelhaare auf, und zwar unmittelbar über der Gipsstelle. (Vielleicht durch die vom Gips aus der Luft aufgenommene Feuchtigkeit bedingt?)

Eine am 27. VI. mit der intakten Spitze eingegipste Luftwurzel von *Vitis pterophora* hatte nach einigen Tagen den Gipsblock teil-



weise gesprengt und nur eine kleine festhaftende Gipskappe war auf der Wurzelspitze sitzengeblieben. Die am 6. VII. abgenommene Wurzel war auffallend dunkelrot gefärbt und nur wenig gewachsen (sie hatte schon vor dem 6. VII. ihr Wachstum eingestellt). Die letzten 3 Rindenschichten waren durch Anthocyan tiefrot gefärbt, die ganze übrige Wurzel hatte sich durch Chlorophyll, das auch im Mark und in der Endodermis sich vorfand, grün gefärbt.

Versuche durch Aufsetzen von Wurzelspitzen auf dekapitierte Stümpfe oder keilförmiges Aufpfropfen auf frische Stümpfe (die Schnittflächen wurden durch Umgipsen zusammengehalten) schlugen bei *Vitis*, *Luffa* und zwei *Philodendron*-Arten immer fehl. Durch den vorhandenen Schleim (bei Araceen ist er stark harzartig) tritt sehr schnell ein Abschluß der Schnittflächen ein und starb (wohl auch als Folge der schon am nächsten Tage einsetzenden Wundkorkbildung), die so gepfropfte Wurzel durch Vertrocknen ab. Seitliche Einschnitte in die Wurzel über der Spitze bei 4 *Luffa*-Wurzeln (die wegen ihres festeren Zentralzylinders hierzu besser geeignet sind als die brüchigen *Vitis*-Wurzeln) ergaben nach Vernarben der Wunde kein Austreiben von Ersatzwurzeln über der Einschnittsstelle. Auch unterhalb wurden keine gebildet. Die Wurzelspitze wuchs vielmehr unverzweigt weiter. Quetscht man Wurzelenden einige Zentimeter über der Spitze mit den Fingern stark (bei *Luffa* an 8 Wurzeln ausgeführt), so erfährt die Spitze keine so starke Schädigung wie durch Dekapitieren oder seitlichen Einschnitt. Sie wuchs in 6 Fällen (2 starben ab) weiter. Die Quetschstelle verdickte sich keulenförmig. Später trieb bei einer eine Seitenwurzel über der Quetschstelle aus, die aber nur geringe Länge erreichte, weil die Spitze dauernd im Wachstum blieb.

Es wurde nun versucht, eine Stoffstauung durch Strangulieren der Wurzeln herbeizuführen. Da eine gewaltsame Einschnürung der Wurzeln durch Fäden die Wurzeln leicht zum Durchreißen brachte, wurde das nach jeder Dekapitierung stets einsetzende Dickenwachstum benutzt, um eine Einschnürung durch eine einige mm über dem Stumpfende angelegte Fadenschlinge herbeizuführen. Von 5 so strangulierten *Luffa*-Wurzeln bildeten alle zunächst Ersatzwurzeln zwischen dem Stumpfende und der Fadenschlinge, zwei noch je eine Ersatzwurzel über der eingeschnürten Strangstelle. Bei einer blieben die zuerst gebildeten drei tieferen (unter der Schlinge) Ersatzwurzeln im Wachstum etwas zurück. Der Versuch brachte keine Klärung der Frage. Wenn auch bei dekapitierten Wurzeln die Ersatzwurzeln möglichst nahe der Schnittfläche austrieben (wo-

bei die Schwerkraft mitbestimmend zu sein scheint), so traten doch gerade bei vertikal herunterhängenden Stumpfen von *Luffa* bisweilen 3—4 Ersatzwurzeln übereinander aus der gleichen Gefäß-Orthostiche aus, ohne daß die zutiefst stehende die darüber stehenden Schwesterwurzeln im Wachstum merklich zu hindern vermochte. Ja bei einer dekapitierten Luftwurzel entsprangen aus derzeit unbekannten Gründen eine große Anzahl von Ersatzwurzeln dem Stumpf und sie erstreckten sich bis 38 cm über das Stumpfende. Die Tatsache, daß durch mehrtägiges Eintauchen in Wasser vorübergehend im Wachstum gestörte Luftwurzelspitzen trotz Ersatzwurzelbildung ihre Wachstumstätigkeit, in Luft zurückgebracht, wieder aufnehmen, spricht für eine wenigstens später bestehende weitgehende Selbständigkeit der Ersatzwurzeln voneinander als auch von der Hauptwurzel, wie man sie ja auch von in Erde eingeleiteten und dort verzweigten Luftwurzeln kennt.

Ersatzwurzeln nach Dekapitation sind bisweilen verbändert (aus zwei Wurzeln zusammengewachsen).

7. Grenzen der Ersatzwurzelbildung.

Auf S. 16 war festgestellt worden, daß in den älteren oberen Regionen der Luftwurzel die Fähigkeit Ersatzwurzeln (nach Dekapitierung) zu bilden geringer sein mußte als näher nach den Spitzen. Die folgenden Versuche sollten die Frage zu beantworten versuchen, ob eine Grenze für das Regenerationsvermögen besteht, und in welcher Entfernung sie über der Spitze liegt, also wie weit von der Spitze entfernt vom bereits ausgewachsenen Wurzelteil (in diesem findet später wohl Dickenwachstum, aber kein Längenwachstum mehr statt) noch Ersatzwurzeln gebildet werden können.

Ist diese Grenze bei allen Luftwurzeln gleich hoch?

A. *Vitis pterophora*.

Für gewöhnlich kommen die Ersatzwurzeln an dekapitierten Luftwurzeln unmittelbar über dem Stumpfende in normaler Weise aus dem Perizykel kurze Zeit (3—7 Tage) nach der Spitzenentfernung zum Durchbruch. Dabei konnte das abgeschnittene Spitzenstück auch länger sein, als die wachsende Region der Wurzel betrug. So wurde z. B. bei einer Wurzel von 633 mm Länge am 26. VI. 1926 durch Unvorsichtigkeit beim Messen eine Spitze von 328 mm abgebrochen, was über das Doppelte der festgestellten Wachstumszone betrug. Am 7. VII. kam eine Ersatzwurzel über dem Stumpfende heraus. Als weiter die Wurzel bis auf einen Zentimeter Basislänge abgetragen wurde, traten in der Folgezeit keine Ersatzbildungen mehr auf.

Von einer anderen am 2. VII. um 13 mm dekapitierten Wurzel, die am 7. VII. mit 2690 mm Länge ausgewachsen war, wurden weitere 2600 mm abgetragen. Der noch verbliebene, ausgewachsene Stumpf von 90 mm vermochte nicht mehr Kallus und Ersatzwurzeln zu bilden.

Es wurden am 31. VII. 1928 folgende Wurzeln von *Vitis pterophora* dekapitiert:

	Länge in cm	Dek. Spitze in cm	Verbleibendes Stumpfende in cm	Bis 21. VIII. 28 Erfolg (+ oder -)
Nr. 1	77	30	47	+ (2 Ersatzwurzeln)
" 2	84	30	54	+ (3 ")
" 3	57	50	7	- (keine Ersatzw.)
" 4	62	50	12	- (" ")
" 5	41	20	21	+ (2 Ersatzwurzeln)
" 6	55	40	15	+ (1 Ersatzwurzel)
" 7	45	43	2	- (keine Ersatzw.)
" 8	38	36	2	- (" ")
" 9	16	14	2	- (" ")
" 10	54	50	4	- (" ")

Das kürzeste Stumpfende, das noch regenerierte, betrug hier 15 cm von ursprünglich 55 cm. Bei bereits vorher dekapitierten Wurzeln, die schon starke Verholzung aufwiesen, scheint die Regenerationsfähigkeit geringer zu sein. Es war an einer kräftigen Wurzel (Nr. 18) die Spitze von 4 mm abgetragen worden. Der Stumpf, der eine Ersatzwurzel gebildet hatte, und dem Zeit gelassen worden war, sich zu verdicken, bildete nach weiterer Kürzung um 30 cm keine Ersatzwurzeln mehr. Dieser Fall darf aber nicht verallgemeinert werden: Es kann Kallus wiederholt gebildet werden, wenn die Spitzenabtragungen nicht zu groß sind. Eine um 1 mm dekapitierte Wurzel von 440 mm Länge kam nach 6 Tagen zum Wachstumsstillstand (nach zwei Tagen war bereits ein kraterförmiger Kallusring gebildet, nach weiteren 13 Tagen 3 Ersatzwurzeln über dem Stumpfende entstanden) (3. VII.). Als am 31. VII. diese Wurzel um weitere 10 cm gekappt wurde, trat wieder ein neuer Kallus mit einer Ersatzwurzel darüber auf. Diese hatte am 21. VIII. eine Länge von 115 mm erreicht. Der Stumpf wird nun nochmals um 10 cm gekürzt. Der Stumpf bildete wieder einen Kallus mit einer am 28. VIII. 2 mm langen Ersatzwurzel. Als er an diesem Tage wieder um 10 cm gekürzt wurde, trat wohl eine Vernalbung der Schnittfläche ein, aber keine Ersatzwurzelbildung. Der anatomische Befund über dem Stumpfende ergab Füllgewebe aber keine Thyllenbildung, Sklerenchymbelege über den Siebteilen, Kork, einzelne Oxalatdrusen in den Markstrahlen und in der Rinde nahe der Endodermis, Raphiden, Stärke und Chlorophyll in der Rinde.

B. *Luffa cylindrica*.

Bei *Luffa*, treiben nach Verlust der Spitze die Ersatzwurzeln auch meist in größerer Zahl in Kranzform je nach der Bündelzahl aus. Es vermögen auch höherliegende Stumpfteile noch zu regenerieren.

		Abgeschn. Spitze	Verbliebene Stumpflänge	Erfolg
Nr. 1	52 cm lang	30 cm	22 cm	+
" 2	125 " "	50 "	75 "	+
" 3	45 " "	40 "	5 "	+! Es wurden noch 2 Ersatzw. geb.
" 4	90 " "	50 "	40 "	+

Nr. 3 und 4 werden am 21. VIII. um 1 cm resp. 36 cm gekürzt, so daß ihre Stümpfe je 4 cm lang blieben. Nach acht Tagen war Stumpf 3 bis auf 1 cm abgestorben, Nr. 4 vertrocknete später, ohne Ersatzwurzelbildung. Auch eine ältere Luftwurzel, deren Spitze vor längerer Zeit schon im Boden „sich verankert“ und sich dort reichlich verzweigt hatte, bildete, als sie in 50 cm Entfernung von ihrer Insertionsstelle durchschnitten wurde, keine Ersatzwurzeln mehr. Das nach dem Eindringen eingesetzte Dickenwachstum hatte sie wahrscheinlich für die Regeneration unfähig gemacht.

8. Anatomie der untersuchten Luftwurzeln.¹⁾

a) Ampelideen.

Vitis pterophora BAKER ist eine wegen ihrer auffallenden rotgefärbten Luftwurzeln in botanischen Gärten häufig anzutreffende Liane, die nach MARTIUS, Flora bras. XIV, 2 S. 213 (wo die Luftwurzeln merkwürdigerweise nicht erwähnt werden), an bewaldeten Flußufern von Goyas und Mato Grosso vorkommt. Sie wird hier längs des Glasdaches des Victoria-Regia-Hauses in etwa 2—2,5 m Höhe über dem Boden gezogen (s. Textfig. 9, S. 94). Von der Unterseite der Knoten der horizontal an Drähten hingeleiteten Zweige entspringen lange, zylindrische bis zum Erreichen des Erdbodens unverzweigt bleibende intensiv rot gefärbte Luftwurzeln. Ein bis zwei Zellagen (Epidermis und äußerste Rindenschicht) sind durch im sauren Zellsaft gelöstes Anthocyan intensiv rot gefärbt. Diese Färbung verschwindet allmählich im oberen längst ausgewachsenen Teil, wo sich die Wurzel mit einer schmutzig-hellbraunen Korkschicht umgibt. Immerhin beträgt die Länge des rotgefärbten Teiles bei einer Wurzel von etwa 3 m Länge (größere Wurzeln zu ziehen, erlaubte die Höhe des Gewächshauses nicht) über 2 m, während die wachsende Region einer solchen Wurzel sich auf etwa 50 cm von der Spitze aufwärts erstreckte. Die Gestalt der Wurzel ist vollkommen zylindrisch, die Epidermis (Epiblem) ist ganz glatt und schleimlos; nach der Spitze verjüngt sich die Wurzel nur wenig; die Spitze selbst in etwa 0,5 mm Länge ist etwas heller und durch wenig Chlorophyll grünlich gefärbt, aber anthozyanfrei. Die Gestalt der Spitze ist halbkugelig, während sie bei seit längerer Zeit in Erde eingedrungenen Luftwurzeln eine spitzere mehr konische Form annimmt (Taf. I, Fig. 1 A u. B). Die Luftwurzel ist außen glatt, trocken und ihre kutinisierte Außenwand unbenetzbar. Sie ist sehr wasserreich (S. 43), turgeszent und deshalb sehr brüchig, dabei aber gegen Zug ziemlich elastisch. So konnte ein 40 cm langes Endstück einer Luftwurzel um 3 cm gedehnt werden, ehe Zerreißen erfolgte. Es ist aber nur die noch wachsende Region dehnbar.

Nach einer Hypothese von A. MEYER (s. KROEMER, a. a. O., S. 128) dienen die kutinisierten und verkorkten Membranstellen in allen

¹⁾ Vgl. hierzu die Tafeln I—VI.

Fällen bei der Wurzelhypodermis (Exodermis), der Endodermis und den Aufzellen zur Herstellung eines relativen Abschlusses gegen das Hindurchtreten von im Wasser gelösten Salzen und löslichen Reservestoffen durch die Membran: „Diese Verkorkung wird also in den genannten Scheiden hauptsächlich dann eintreten, wenn die von den Scheiden umgebenen Gewebe relativ wenig oder gar keine Reservestoffe und Salze mehr an die Umgebung abgeben sollen, und keine aufzunehmen haben“ (KROEMER, S. 129). Dies letztere gilt natürlich auch für die in Luft befindlichen Wurzeln verschiedener *Vitis*- (bzw. *Cissus*-)Arten. Eine Aufnahme von Wasser und darin gelösten Stoffen erfolgt nicht während des Luftlebens. Jedenfalls nicht in nennenswertem Maße! Die kutinisierte Membran schützt aber sicher die Wurzel vor Wasserverlust bei Schwankungen im Feuchtigkeitsgehalt der Atmosphäre. Im abgeschwächten Licht gezogene Wurzeln verlieren ihren Anthozyangehalt schon nach wenigen Tagen. Der Zellsaft ist schwach sauer (blaues Lackmuspapier wird gerötet) schleimig, fadenziehend, geschmacklos; wohl infolge der vielen Raphiden auf der Zunge leicht brennend.

Die Spitze der jungen Luftwurzel ist mit einer kurzen aus braunen, toten humifizierten Kappenzellen gebildeten Haube bedeckt, die oft abgestoßen wird und sich dann meist nicht wieder erneuert (Taf. I, Fig. 2). Sie bedeckt die schwach grünliche Spitze (sonst ist die Wurzel chlorophyllfrei im Gegensatz zu der dekapitierten oder „gefaßt habenden“ Luftwurzel). Die noch lebenden außen sich bräunenden und vertrocknenden Haubenzellen bilden im Längsschnitt eine halbmondförmige Kappe über dem Scheitel. Ihr mittlerer in Taf. I, Fig. 2 durch Schraffur hervorgehobener Teil enthält viel Stärke, die aber keine deutliche Schichtung zeigte. Die geotropische Empfindlichkeit horizontal aufgehängter Luftwurzeln war im besten Falle eine äußerst geringe, in den meisten Fällen erwiesen sie sich als ageotrop.

Die zentralen stärkeführenden Zellen bilden keine deutlich abgegrenzte Columella (Taf. I, Fig. 3). Die Zellform ist quadratisch-rundlich; die seitlich liegenden strecken sich in der Wuchsrichtung der Wurzel und sind doppelt so lang als breit. Außer Stärke führen sie keine Kristalle. Ihr Anschluß an das Meristem des Vegetationspunktes geht auch aus Taf. I, Fig. 3 und 4 hervor. Ihre letzten Ausläufer sind als zusammenhängende Schicht bei der Luftwurzel etwa 2 mm hoch verfolgbar, wo sie dann von der rotgefärbten Epidermis ersetzt werden (Taf. I, Fig. 4B). (Bei „gefaßt habenden“ Luftwurzeln erstrecken sie sich höher hinauf, s. Taf. I,

Fig. 1 B.) Besondere scharf abgegrenzte Initialen existieren weder für Calyptra noch Dermatogen, Rinde und Zentralzylinder (s. auch Taf. I, Fig. 3 u. 4).

Das Dermatogen ist auf mit Haematoxylin gefärbten Schnitten schon durch seinen Plasmareichtum und seine entsprechend größere Färbbarkeit gegenüber den plasmaärmeren Haubenzellen scharf abgegrenzt.

Die am Vegetationspunkt noch mehr breiten als langen Epidermiszellen strecken sich dann und bilden bis zur Verkorkung die glatte Außenschicht der Wurzel (Taf. I, Fig. 5 A—C). 2 cm über der Spitze sind die Zellen noch lebend. Mit der weiteren Umdifferenzierung werden sie plasmaarm, sterben ab; ihr Anthozyangehalt schwindet, und im oberen schon durch eine leichte Braunfärbung angezeigten Teile wird die Epidermis durch den Kork der hypodermalen Lage ersetzt. Epidermis und Haubenzellen erwiesen sich nicht als verholzt. Mit Chlorzinkjod färbt sich die lebende Haube zitronengelb, die abgestoßenen toten Haubenzellen schwach violett. Sudanglyzerin färbt sie intensiv rot, ebenso Rutheniumrot. Kalilauge färbt diese Zellen gelbrot. Es wechseln kutinisierte Zellen mit nicht kutinisierten Zellen miteinander ab. Konzentrierter Chromsäure widerstehen die Epidermiszellen einige Minuten, während die Rinde unter heftiger Gasblasenbildung fast augenblicklich zerstört wird. Zuletzt bleiben von ihr nur noch die offenbar stärker kutinisierten Radialwände übrig. Konzentrierte Schwefelsäure greift Epidermis und Haubenzellen nicht an. Wachs ist in der Kutikula der Epidermis nicht vorhanden. Sudanglyzerin färbt den fadenziehenden Schleim, der beim Anschneiden der Wurzeln hervorquillt, nicht.

Die Rinde besteht aus etwa 15—20 Zellagen parenchymatischer Zellen.

Auf einem Längsschnitt fallen vor allem die großen in langer Zellreihe hintereinanderliegenden Raphidenzellen auf (Taf. I, Fig. 4 A), die von früheren Autoren (KELLER, a. a. O., S. 25) als raphidenführende Schlauchgefäße (nach HANSTEIN) bezeichnet wurden. Sie sind mit einer körnig-schleimigen Masse ausgefüllt und bergen in älteren Rindenteilen in der Längsrichtung gestellte Raphidenpakete. Nach DEBARY (a. a. O., S. 146) sollen solche Schlauchgefäße nur bei Monokotylen vorkommen. Eine Resorption der Querwände wurde von KELLER nicht beobachtet.

Diese Raphidenschläuche beginnen sich bereits wenige Zellagen über dem Vegetationsscheitel auszudifferenzieren und fallen schon

durch ihre Zellbreite und den geringen Abstand der radialen Querwände auf (Taf. I, Fig. 6A). Sie sind in diesem Stadium auch plasmareicher als die in der Längsrichtung gestreckten Rindenzellen. Die ganze Schlauchanlage geht aus wenigen übereinanderstehenden Rindenzellen durch Querteilung hervor. Akrofugal (in bezug auf die Spitze) erfolgt ihre weitere Differenzierung. Sie eilen in ihrem Breitenwachstum den jüngeren Zellen der Reihe voraus, und hierbei bilden sich auch die ersten Vakuolen aus. Auf älteren Stadien erkennt man in diesen schon deutlich die Nadelbündel, die alle entsprechend der Architektur der Zellen eine Querlage einnehmen. Erst mit dem Streckungswachstum der Wurzel strecken sich auch diese kurzen Raphidenschlauchzellen in die Länge, und erfahren die Bündel eine Umorientierung um 90°, so daß sie in älteren Wurzelteilen stets in der Längsrichtung liegen.

Dieser Vorgang scheint allgemein zu sein. (Ich beobachtete ihn schon vor Jahren an Wurzellängsschnitten von *Cycas circinalis*, ferner zeigten die Raphidenzellen der Araceenluftwurzeln die gleiche Entstehung.) Nach A. MEYER, a. a. O., S. 378, der einzigen Literaturangabe über die Genese der Raphidenzellen, auf die ich erst nachträglich aufmerksam wurde, „finden sich die jungen Raphiden in den schleimfreien quergestreckten Zellen zum regelmäßigen Bündel geordnet quer zur Längsachse der Wurzel“. Er stellte auch fest, daß nach der Schleimbildung die Nadeln noch wachsen und kam in Übereinstimmung mit KOHL zu der Überzeugung, daß sie nicht in den Zellsaftvakuolen, sondern in einer besonders kleinen und deshalb nicht sichtbaren Vakuole des Zytoplasmas gebildet werden (a. a. O., S. 376).

Selbst in bereits gestreckten Zellen fanden sich noch manchmal Raphidenbündel querliegend vor. Die Spitze wie die Basis solcher Zellen war von großschaumigem Plasma erfüllt, das sich mit Hämatoxylin gut färbte. Verschmelzung solcher übereinanderstehender Zellen durch Auflösung der Querwände wurde auch wiederholt beobachtet.

Abweichend von diesem von MEYER an *Anthericum* abgeleiteten Typus scheinen die vorliegenden Raphidenschläuche von *Vitis* insofern noch zu sein, als sich mehrere getrennte Bündel in einer Zelle bilden können, die zunächst auch quer zur Längsachse um den Kern gruppiert liegen, der dabei die Mitte der Zelle einnimmt (Taf. II, Fig. 7). Es erhebt sich nun die Frage, ob diese Bündel, die in getrennten Zytoplasmasträngen (oder -vakuolen) einer Zelle entstanden sind, später nach Streckung der Zelle zu einem einzigen Bündel zusammen-

treten oder die Zelle durch entsprechende zwei- bis dreifache Querteilung diese Bündel wieder auf Tochterzellen verteilt. Teilungsspindeln wurden in solchen Zellen nie gesehen, die für diese Annahme sprächen. Es ist auch wenig wahrscheinlich, daß eine bereits Raphiden führende Zelle nochmals in Teilung übergehen kann; sie kann sich nur noch strecken. Dagegen machen verschiedene Stadien das Zusammentreten einzelner Bündel zu einem wahrscheinlich. (Vielleicht sind die gegliederten, von PORSCH nur dreimal beobachteten Raphidenschläuche (a. a. O., Fig. 31, 32 u. 44) aus solchen mehrbündeligen Zellen entstanden.)

Die starke Verbreiterung der Raphidenschläuche geht natürlich auf Kosten der Zellbreite der Nachbarzellen. Diese treten in weitere Längsteilungen, so daß die Raphidenschläuche von einem Kranz von schmäleren Zellen umgeben werden (Taf. I, Fig. 4, 6 u. Taf. II, Fig. 7). Auf dem Querschnitt Taf. II, Fig. 7 ist übrigens auch ersichtlich, daß die Epidermis (Epiblem KROEMER's) streckenweise zweischichtig werden kann. Die meist etwas nach innen verlagerten Kerne sind in der Zeichnung eingetragen.

Der Zentralzylinder der Luftwurzel ist nach der Anzahl der primären Gefäßgruppen vier, fünf- oder sechseckig (letzteres nur bei sehr kräftigen Luftwurzeln). Die Endodermis ist völlig der eckigen Gestalt des Bündels angepaßt (Taf. II, Fig. 8). Dieses zeigt in der ungefaßten Wurzel eine ausgesprochen sternförmige Gestalt. Die Endodermis läßt den CASPARY'schen Streifen nicht deutlich erkennen. (Bei „gefaßten“ Luftwurzeln ist er leichter sichtbar.) Unter ihr liegt ein in den Ecken vor den primären Gefäßteilen mehrschichtiger (5–6 Lagen) Perizykel, der vor den breitangelegten Siebteilen einschichtig wird. Das parenchymatische Füllgewebe verholzt unregelmäßig in den älteren Teilen. Verholzung findet in der ungefaßten Luftwurzel in den Gefäßen bereits einige Zentimeter über der Spitze statt; in den älteren ausgewachsenen Teilen schreitet dieses entsprechend weiter fort. Hier treten dann vor den Siebteilen auch Sklerenchymbelege auf, die im noch streckungsfähigen Teile völlig fehlen. Von einer 110 cm langen, kräftigen hexarchen 1,75 mm dicken Luftwurzel wurden folgende Querschnittsergebnisse festgestellt:

1. 3 cm hinter der Spitze: Pentarch! Die ältesten Gefäßelemente nur verholzt; keine Sklerenchymbelege.

2. 30 cm über der Spitze: 6 Gefäßgruppen; Spiralgefäß und Tracheiden verholzt; keine Sklerenchymbelege.

3. 60 cm über der Spitze: Gefäße noch stärker verholzt; Füllgewebe, aber noch kein zusammenhängender Holzkörper; vereinzelte Chlorophyllkörner in der Rinde; keine Sklerenchymbelege.

4. 95 cm über der Spitze: Sklerenchymbelege vorhanden.

Es setzt schwaches Dickenwachstum nur in den obersten, ältesten Teilen ein.

Zum Vergleich seien einige Angaben über künstlich dekapitierte Luftwurzeln angeführt. 1. Dekapitierte Wurzel Nr. 13; starkwüchsig, war am 19. VI. 740 mm lang gewesen und vor der am 20. VI. um 1 mm erfolgten Dekapitierung, tags vorher noch um 139 mm gewachsen. Der Stumpf wuchs noch um 604 mm und kam erst am 28. VI., also nach 8 Tagen zum Stillstand. Der am 7. VII. untersuchte Stumpf war im oberen Teil knapp 2 mm dick, im unteren Teil (1 cm über dem Stumpfe) 3 mm. Er war, besonders im unteren Teile durch Chlorophyllbildung in der ganzen Rinde rein grün, ohne Spuren von Anthozyan, während die drei gebildeten Ersatzwurzeln von 148, 102 und 16 mm Länge durchaus normal rot gefärbt waren. Es scheint mechanische Wachstumshemmung bei *Vitis* Chlorophyllbildung hervorzurufen. (Wenn junge Ersatzwurzeln an dekapitierten Luftwurzeln eingegipst wurden, ergrünten sie gleichfalls sehr stark.)

Der Stumpf dieser dekapitierten Wurzel von 148 cm Länge wies in den einzelnen Querzonen folgende anatomische Merkmale auf:

1. 8 cm unter der Insertionsstelle (also 140 cm über dem Stumpfe): 6 große verholzte Gefäßgruppen; jede durch Dickenwachstum verbreitert und etwa doppelt so groß als bei normalen, nicht dekapitierten Luftwurzeln; eine Lage verholzter Sklerenchymbelege über den Bastgruppen; eine Lage lebender, eine Lage toter Korkzellen.

2. 100 cm unter der Insertionsstelle (34 cm über dem Stumpfe): Noch gleicher Durchmesser wie bei 1, da die allmähliche, zuletzt keulenförmige Anschwellung des Stumpfes sich nur etwa 20 cm aufwärts erstreckt. Gefäßgruppen nicht so stark verholzt wie bei 1, wohl aber die Sklerenchymbelege stärker (2—3 Lagen), Kork.

3. 5 cm vor dem Stumpfe: Durchmesser 2,3 mm. Zusammenhängender Holzring (verholztes Füllgewebe). Starke Sklerenchymbelege vor den Siebteilen, gesteigertes sekundäres Dickenwachstum gegenüber 2; 5—6 Lagen Kork.

4. 1 cm über Stumpfe: Durchmesser 3 mm, noch stärkeres sekundäres Dickenwachstum. Sklerenchymbelege so stark wie bei 3. Weiter fortgeschrittene Verholzung der Gefäßgruppen, die breite zusammenhängende Gruppen bilden. 5—6 Lagen Kork.

Bei einer anderen noch jüngeren und schwächeren dekapitierten Luftwurzel, die eine Ersatzwurzel von 15 cm Länge getrieben hatte, ergab sich das gleiche Bild: der ganze Stumpf war grün ohne eine Spur von Anthozyan, im oberen Teil von einer hellbraunen Korkschicht bedeckt.

An der Ansatzstelle des 80 cm langen Stumpfes war die Wurzel 1 mm dick (A), 10 cm über dem Stumpfe 1,2 mm (B), 5 mm über dem Stumpfe 2 mm dick (C). Bei dieser Wurzel zeigte ein Querschnitt bei A stärkeres Dickenwachstum des Holzkörpers als bei B; bei B aber stärkere Sklerenchymbelege über den Siebteilen. In C war Sklerenchym- und Gefäßbildung infolge des gesteigerten Dickenwachstums stärker als in B und A. Der Zentralzylinder war aber in seiner Form noch immer fünfeckig geblieben. Die nach der Dekapitierung auch hier prompt einsetzende Anschwellung des Stumpfes, verbunden mit reichlicher Chlorophyllbildung, erstreckte sich wieder nur auf die zur Zeit der Dekapitierung noch streckungsfähige Region des Stumpfes. Damit wird auch die graduelle Zunahme der Verdickung verständlich, weil die Wachstumszone solcher (dek.) Stümpfe in den 6—8 Tagen, wo das Wachstum ausklingt, sich spitzwärts verkleinert.

In solchen dekapitierten Luftwurzeln treten auch neben den Raphiden vereinzelte Oxalatdrusen auf.

Die anatomischen Veränderungen solcher Stümpfe bestehen also in sofort eingeleitetem Dickenwachstum, das infolge besonderer Steigerung in der wachsenden Region dem Stumpfe, das mit einem Kallus sich abschließt, eine schon äußerlich auffallende keulenförmige Gestalt verleiht. In der lebhaft ergrünenden Wurzel schwindet vorher das Anthozyan. Das Dickenwachstum bewirkt sowohl eine Vermehrung der Gefäße und Siebteile, wie auch stärkere Verholzung der Gefäßgruppen und des Füllgewebes, so daß ein einheitlicher Holzkörper entsteht. Viele Gefäße werden durch Thyllen unwegsam gemacht. Bei älteren Wurzeln, die weit oberhalb der wachsenden Region dekapitiert wurden, und deren Stumpfe keine Ersatzwurzeln mehr gebildet hatte, wurde das untere Stumpfe zwar auch grün, doch war das Dickenwachstum über den ganzen Stumpf viel gleichmäßiger verteilt. Er hatte nach wie vor zylindrisches Aussehen. Im obersten Teil waren die Sklerenchymbelege sogar kräftiger entwickelt. Es findet also bei dekapitierten Wurzeln selbst im ausgewachsenen Teil, der sich nicht mehr strecken kann, noch Dickenwachstum statt. Dekapitierung beschleunigt jedenfalls diesen Prozeß. Kommt es nicht zur Ersatzwurzelbildung, oder

werden diese immer wieder abgeschnitten, dann bleibt das Dickenwachstum in mäßigen Grenzen. Erreichen die Ersatzwurzeln das Erdreich, so tritt auch im Stumpf sofort gesteigertes Dickenwachstum auf. Das Dickenwachstum „gefaßter“ Wurzeln ist entsprechend der gesteigerten Funktion solcher Wurzeln auch ein viel größeres als bei dekapitierten, unterscheidet sich aber von diesen grundsätzlich dadurch, daß es sich über den ganzen in Luft befindlichen Teil der Wurzel, für den ENGLER und LIERAU bei Araceen den irreführenden und entbehrlichen Namen „Wurzelträger“ gebrauchen, völlig gleichmäßig erstreckt, so daß diese zylindrischen Bau in ihrer ganzen Länge aufweisen. Sie ergrünen gleichfalls; das Anthozyan verschwindet unter Einsatz von Korkbildung. Das sofort mächtig einsetzende Dickenwachstum führt zur Bildung von Sklerenchymbelegen und neuen Gefäßgruppen zwischen den alten und dem verholzten Füllgewebe, so daß ein geschlossener Holzkörper von Stammstruktur entsteht. Diese Wurzeln enthalten große Mengen von Oxalatdrusen (Taf. II, Fig. 16).

Solche Kristallkammerfasern treten nur in „gefaßten“ Wurzeln auf. Es wird auch oxalsaurer Kalk in Raphiden abgelagert. Da dies in ausgewachsenen Zellen geschieht, findet eine nachträgliche Umorientierung der Bündel nicht mehr statt. So liegen die Bündel regellos in den Zellen. Es wurde auch immer nur ein Bündel in einer Zelle angetroffen. Beim Schneiden solcher eingewurzelter Luftwurzeln wurden häufig Raphidenzellen mit herausgerissen. Der in Alkohol gehärtete Schleim umgibt das Bündel unregelmäßig. Von Papillen konnten wir nichts entdecken (Taf. II, Fig. 17).

Nach Untersuchungen von HILGERS (a. a. O., S. 286) scheint der Schleim ein dem Arabin verwandtes Kohlehydrat zu sein. Er verhielt sich auch ähnlich dem arabischen Gummi. Der in Alkohol hart und spröde gewordene Schleim löst sich in heißem Wasser auf. Zu den Angaben HILGERS' sei noch hinzugefügt: 10 Proz. Salzsäure bringt den Schleim zum Verquellen. Die Membran platzt gewöhnlich an einer Seite; der Schleim mit den Nadeln quillt heraus; die letzteren lösen sich auf. 5 Proz. Kalilauge verändert den Schleim nicht. Er bleibt durchsichtig. Alkoholische Alkannalösung färbte ihn nicht. Konzentrierte Chromsäurelösung löst den Schleim wie auch die Nadeln völlig auf, während die morgensternförmigen Oxalatdrusen zwar auch angegriffen werden, aber noch lange als Kristallsplitterhäufchen wahrnehmbar bleiben, während bereits alles andere Gewebe aufgelöst ist. (Sehr lange widerstehen auch Chromsäure die oft mit Thyllen unwegsam gemachten großen Tüpfel- und Netz-

gefäße. Ihre dünnen und ungetüpfelten Membranen färben sich mit Chlorzinkjod hellgelb.) Die Herde der neuen Raphidenablagerung sind Rinde, Mark- respektiv Füllgewebe und die stärkeführenden Markstrahlen.

Es ist noch auf die Veränderungen der in Erde eingedrungenen Spitze solcher „gefaßter“ Luftwurzeln einzugehen. Die schlaff herunterhängenden ageotropischen Luftwurzeln von *Vitis pterophora* erreichen nach kürzerer oder längerer Zeit den Erdboden. Hier legt sich die Spitze, die ja noch die große Wachstumszone besitzt, in einer flachen Schlinge auf, ohne sofort eindringen zu können. Es muß erst eine Verankerung stattfinden. Zufolge der Bodenfeuchtigkeit wachsen in einer kurzen Zone hinter der Spitze die Epidermiszellen zu Wurzelhaaren aus. Der Vorgang wurde an verschiedenen auf einem mit Erde gefüllten Topf aufliegenden Wurzeln verfolgt. In einem Falle setzte die Wurzelhaarbildung in einer etwa 15 mm langen Zone 6 mm hinter der wachsenden, in den Boden eingedrungenen und entfärbten Spitze ein. Die Wurzel besaß in dieser Zone 1,8 mm Durchmesser. Die wie eine Bürste senkrecht von der Wurzel abstehenden, äußerst dünnwandigen Haare kollabierten bei Benetzung mit Wasser. Eine andere war 5 cm tief schräg in den Boden eingedrungen. Die wachsende Spitze war ca. 1 cm wurzelhaarfrei, dann begannen die Wurzelhaare und erstreckten sich so weit, als die Wurzel noch auf dem Boden auflag. In der feuchten Luft des Gewächshauses trat nie Wurzelhaarbildung auf. (Auch an in Leitungswasser eingeleiteten Wurzeln oder den in das Victoriabassin eintauchenden Wurzeln, die an der Spitze übrigens immer abstarben, traten nie Wurzelhaare auf. Umwickeln älterer bereits ausgewachsener Teile mit feuchten Wattebäuschen konnte in keinem Falle die Epidermiszellen zum nachträglichen Auswachsen bringen, wie dadurch auch keine Nebenwurzelbildung induziert werden konnte. Die Epidermiszellen werden, wie Taf. I, Fig. 5 zeigt, schon wenige Zentimeter hinter der Spitze kernlos.) Aber auch an in feuchtem Erdreich gewachsenen Wurzeln sucht man meist vergeblich nach Wurzelhaaren.

Sie treten nur bei mäßiger Feuchtigkeit auf (vgl. PERSEKE, a. a. O., S. 10 und 19ff.), hier erstmalig beim Übergang vom Luftleben zum Erdleben, und dienen hierbei der Fixierung der Wurzelspitze, von welchem Zeitpunkt auch die geotropische Umstimmung der Luftwurzel einsetzt. Die „gefaßte“ Luftwurzel wächst unter einem schrägem Winkel von $45-80^{\circ}$ im Erdboden hin. Es ist möglich, daß der verschiedene Grad des Geotropismus (oder Plagio-

tropismus) auch durch den Feuchtigkeitsgrad des Mediums bedingt wird, doch wurden in dieser Richtung keine eingehenderen Untersuchungen vorgenommen.

Zwar findet sich in der „Columella“ der lebenden Haube auch der Luftwurzel ziemlich viel Stärke, die TISCHLER (Flora 1905, S. 59) auch als Statolithenstärke auffaßte. Hier fand sich indessen die Stärke meistens nicht gerichtet, sondern regellos in den Zellen verteilt. In dieser schweren oder gänzlich abgehenden Verlagerungsfähigkeit der Stärkekörner (verschiedener Viskositätsgrad des Plasmas der Luft- und „Erdwurzel“?) mag es wohl auch begründet sein, daß horizontal in Watteringen aufgehängte Luftwurzeln keine oder nur ganz minimale Abwärtskrümmungen zeigten. Im letzteren Falle wäre wohl ein Schwerereiz perzipiert worden (nicht nur im Licht, sondern auch bei in einem schwarz ausgeschlagenen Kasten eingeleiteten Wurzeln), dieser aber anscheinend nicht auf die wachsende Region übertragen worden, so daß es nie zu einer deutlichen Abkrümmung der Wurzel kam. Alle anderen Teile der Luftwurzel erwiesen sich als stärkefrei; auch die in Erde fortwachsende Luftwurzel enthielt in der Rinde keine Stärke (mit Ausnahme des ergrüntten oberirdischen Luftteils).

Mit dem Eindringen der durch die Wurzelhaare fixierten Spitze in den Boden wird auch die braune, tote Wurzelhaube, sofern sie nicht schon vorher während des Luftlebens abgefallen war, abgestreift. Die Haubenzellen, die in der Luft vollkommen trocken sich anfühlten, verquellen in Erde durch die größere Feuchtigkeit des Substrates, denn es fanden sich abgestreifte Hauben an der nun schleimig gewordenen Spitze hinaufgerückt und in dieser Lage seitlich der Spitze angeklebt (Taf. II, Fig. 10). Alkohol vermag den Schleim nicht zu lösen, ebenso nicht Säuren, da mit Gilson fixiert wurde, und die Schnitte nachher mit Alkohol und Xylol behandelt wurden.

Die sich neu bildenden Haubenzellen verschleimen jedenfalls und verhalten sich in dieser Hinsicht wie gewöhnliche Haubenzellen von Erdwurzeln. Sie scheinen auch eine längere Lebensdauer zu besitzen, da sie an der „gefaßten“ Luftwurzel, die langsamer wächst, weiter hinaufreichen (Taf. I, Fig. 1 B, wo die obere Grenze der Haubenzellen mit -x angegeben ist). Mit dem Eindringen in Erde verschwindet das Anthozyan; die nun rein weiße Wurzelspitze erhält eine spitzere, mehr konische Form (Taf. I, Fig. 1 B). Dieses Schlankerwerden der Spitze wurde auch von STÄLFELD als Reaktion auf die zunehmende Dichte des Substrates (fest zusammengepreßte

Sägespäne) bei *Vicia Faba* und *Zea Mays* beobachtet und ebenso von RASCH als funktionelle Anpassung gedeutet. Mit der auch äußerlich wahrnehmbaren Gestaltveränderung ändert sich auch die Wachstumsintensität. Die Streckungszone verkürzt sich, so daß das Wachstum spitzwärts konzentriert wird, wodurch die Stoßkraft der Wurzel bei Vermeidung der Gefahr des Umbiegens und Stauchens vermieden wird (wie man es an künstlich in den SACHS'schen Wurzelkasten mit einem größeren Teil der Spitze eingebetteten Wurzeln erlebt — vgl. darüber den physiologischen Teil und GOEBEL III, S. 1260). War die Luftwurzel vorher immer unverzweigt (bei intakter Spitze!), so tritt jetzt in Erde reichlich Seitenwurzelbildung ein. Diese entspringen in normaler Weise dem Perizykel vor den Vasalteilen.

Im Vergleich zur normalen Luftwurzel sind bei der „gefaßten“ die Haubenzellen mehr in der Längsrichtung der Wurzel gestreckt und auch kleinzelliger (Taf. II, Fig. 14, die einen mittleren Teil der Haube von Taf. I, Fig. 1 B in gleicher Vergrößerung wie Taf. I, Fig. 3 wiedergibt). Auch diese Wurzel besitzt Rhaphidenschläuche in ungefähr der gleichen Zahl und Ausbildung wie die Luftwurzel. Abgesehen von wenigen sehr kleinen Stärkekörnern in der Rinde findet sich Stärke in der Spitze nur im Bereich der Haube. Sogar die vorletzte, nach außen grenzende Lage bereits im Absterben begriffener Haubenzellen enthält noch Stärke, so daß die stärkeführenden Haubenzellen den Vegetationspunkt kappenartig bis etwa 1 mm hoch hinauf umgeben. (Die toten Zellen reichen höher hinauf bis etwa 5 mm.) Im mittleren Teil der Haube (Columella) war die großkörnigere Stärke in vielen Zellen deutlich geschichtet.

KELLER hat in seiner Arbeit (a. a. O., S. 24) auch die Luftwurzeln von *Vitis pterophora* untersucht und sie in Vergleich gesetzt zu den Erdwurzeln. Er fand bei der Luftwurzel das Rindenparenchym etwa 20 Zellagen, bei der Erdwurzel nur etwa 15 Zellagen stark. Außerdem sollten sich in der Erdwurzel keine raphidenführenden Schlauchgefäße vorfinden. Einen so auffallenden Unterschied konnten wir bei den „gefaßten“, also erst kurze Zeit in Erde wachsenden Luftwurzeln nicht konstatieren, wohl aber nimmt der Zentralzylinder der „gefaßten“ Luftwurzel im Querschnitt eine rundere Gestalt an als vorher. Auch bei den Luftwurzeln ist übrigens die Form der Stele auf dem Querschnitt meist keine radiäre, sondern, besonders auffallend bei tetrarcher Stele, dorsiventral (Taf. II, Fig. 8 u. 11). Diese Dorsiventralität erhält sich auch nach längerem Erdwachstum, doch mit dem Unterschied, daß

die scharfen Ecken der Xylemteile sich mehr abrundeten und die Endodermis (die vor den primären Xylemteilen kleinzelliger und manchmal in doppelter Lage auftritt, nach den Siebteilen zu großzelliger wird) im Umriß eine rundere Form aufweist. Wenn KELLER recht hat, daß bei der Erdwurzel der Zentralzylinder kreisrund ist (KELLER, a. a. O., S. 26 u. 43), so wäre hier eine Übergangsbildung schon vorhanden, die uns später auch bei den Araceen begegnen wird.

15 cm hinter der Spitze einer längere Zeit in Erde gewachsenen Luftwurzel war noch kein sekundäres Dickenwachstum eingetreten, trotz reichlicher Verzweigung. 24 cm hinter der Spitze traten neben vielen Raphidenzellen auch Oxalatdrusen und Dickenwachstum auf. Sklerenchymbelege waren noch nicht da, wohl aber Kork. Das Dickenwachstum setzt bei „gefaßten“ Luftwurzeln vor allem im oberirdischen Teil stark ein. In Erde entstandene Seitenwurzeln 1. und 2. Ordnung zeigten noch immer bei tetrarchen Wurzeln vierkantigen Umriß; die Gefäße waren auch bereits verholzt, bei denen zweiter Ordnung in geringerem Grade. Vorhanden waren wenig Raphiden, Oxalatdrusen, kleinzellige Endodermis vor den Gefäßgruppen (vor den Siebteilen doppelt so groß) Korkbildung.

Zusammenfassend lassen sich folgende Unterschiede zwischen der normalen und der längere Zeit in Erde gewachsenen („gefaßten“) Luftwurzel von *Vitis pterophora* feststellen: Abwerfen der toten, braunen Haube, gestrecktere Form der Haubenzellen und deren Verquellen, Zuspitzung des Vegetationspunktes, an dem die Haubenzellen höher hinaufreichen, Wurzelhaarbildung. Empfindlichkeit gegen Wasserverlust beim Herausnehmen solcher Wurzeln aus dem Boden. Verzweigung. Verkürzung der wachsenden Region, die mehr nach der Spitze rückt unter gleichzeitiger Minderung der Wachstumsintensität. Geotropismus, der vorher der Wurzel abging. Verlust des Anthozyans, dafür Chlorophyllbildung im oberirdischen Wurzelteil. Mangelnde Dehnbarkeit. Früher einsetzende Korkbildung (ca. 4 cm hinter der Spitze sind die äußersten Lagen schon durch ihre braune Färbung als verkorkt kenntlich). Abrundung des Zentralzylinders, Dickenwachstum.

Vitis repens WIGHT et ARN. (*Cissus repens* LAM.). Die gleichfalls im unteren Teil durch Anthozyan rot gefärbten zylindrischen Luftwurzeln von *Vitis repens* unterscheiden sich von *Vitis pterophora* BAK. schon äußerlich durch ihren geringeren Durchmesser (die stärksten maßen hier nur etwa 1 mm) und ihre durch warzige Höcker rauhe Oberfläche. Diese Höcker, die sie mit der nachfolgenden *Cissus velutina* gemeinsam hat, sind nicht, wie man vielleicht vermuten

könnte, latente Wurzelanlagen. Solche kommen im Unterschied zu *Luffa* bei den untersuchten Ampelideen nicht vor, sondern warzige, im Scheitel etwas verkorkte Erhebungen der Rinde (Taf. III, Fig. 20 KW). Diese Höcker sind es vor allem, die bei der Wasserwurzel (s. S. 54) zu großen, weißen, lentizellenartigen Wucherungen auswachsen (Taf. III, Fig. 18, 19, 22, 23). Es ist das Phellogen, das im Wasser in lebhaftte Teilungen eintritt. Die von ihm reihenweise abgegliederten Zellen strecken sich in die Länge, verkorken nicht (sie geben reine Zellulosereaktion) und bilden das luftthaltige weiße, hyperhydrische Gewebe (Taf. III, Fig. 18 u. 19).

Die Luftwurzeln von *Vitis repens* sind zugfester gebaut als die von *Vitis pterophora*; sie brechen bei Abbiegen nicht so leicht ab, sind aber in der wachsenden Region auch nicht so dehnbar. Ihre Anatomie bietet nicht viel Neues. Die Luftwurzel wird außen begrenzt von einer anthozyanhaltigen Epidermis (die folgende Rindenschicht enthält gleichfalls Anthozyan). Sie bedeckt sich im oberen ausgewachsenen Teile mit Kork; die dekapitierte und „gefaßte“ Luftwurzel ergrünt. Der meist tetrarche oder pentarche Zentralzylinder ist im Umriß kreisförmig, bei triarchen fast rund. Die Endodermis läßt keinen CASPARY'schen Streifen klar erkennen. Der Perizykel war auch vor den Gefäßteilen einfach. In der dekapitierten Luftwurzel war er bereits 10 cm über Stumpfende in perikline Teilungen eingetreten (Taf. III, Fig. 21). Es waren hier erst zwei Ersatzwurzeln von 5 und 3 mm Länge angelegt worden. Auch hier finden sich in der Rinde viele Raphidenschläuche; Oxalatdrusen treten nur in der „gefaßten“ und dekapitierten Wurzel auf. Die Rinde besteht nur aus wenigen (5—6) Zelllagen. Der Zentralzylinder nimmt also im Gesamtquerschnitt eine größere Fläche ein, wodurch sich die größere Festigkeit dieser sonst dünneren Wurzeln erklärt, zumal die die primären Gefäßteile umgebenden Tracheiden und Füllgewebe schon in der normalen Luftwurzel verholzen.

Auffallend war an der Wasserwurzel, daß die Zellen der Endodermis streckenweise rotbraun gefärbt und verkorkt waren (Taf. III, Fig. 22). Diese Färbung bleibt auch in Chloralhydrat und Chlorzinkjod unverändert. Ein CASPARY'scher Streifen war nicht nachweisbar. Dieser unterbrochene Ring von verkorkten Endodermiszellen fehlt vollständig bei den Teilen derselben Wasserwurzel, die nicht ins Wasser tauchten, und scheint eine Schutzmaßnahme vorzustellen. Das in radialer Richtung durch die Rinde eindringende Wasser veranlaßt zwischen den Lücken liegende Zellen der Markstrahlen und Siebteile zu gleich auffälliger Umfärbung. Auch im

zentralen Mark, das noch kein Füllgewebe aufwies, fanden sich solche braunen Zellen. In dem aerenchymhaltigen Wurzelteil sind keine Sklerenchymbelege vor den Siebteilen aufgetreten, während solche vor und hinter der eingetauchten Strecke ausgebildet wurden. Die Siebröhren führen ziemlich große, mit gelbem Kallusschleim bedeckte Siebplatten. Charakteristisch sind im ausgewachsenen Teil der Luftwurzel die dickwandigen und verholzten Korkzellen, die *Vitis pterophora* fehlen, aber in gleicher Weise bei *Cissus velutinus* ausgebildet werden.

Auch *Cissus velutinus* LINDEN, dessen Luftwurzeln zu einigen Versuchen dienten, hat ganz ähnlich gebaute Luftwurzeln von rot gefärbter schwach höckeriger Oberfläche. Dekapitierte und „gefaßte“ ergrünzten auch hier lebhaft. Tetrarche und pentarche Wurzeln sind vorherrschend. Die Endodermis ist im Umriß kreisförmig, buchtet sich vor den Siebteilen sogar etwas nach außen vor. Die Rinde, die ebenfalls reich an Raphidenschläuchen ist, ist etwa 10—12 Zellagen stark. Auf die sklerisierten Korkzellen der Rinde, die in Platten dem jungen Kork aufliegen (Taf. III, Fig. 24), und merkwürdigerweise in ihrem Zellsaft Anthozyan enthalten, wurde schon bei *Cissus repens* hingewiesen. Es setzt die Sklerisierung der Epidermis bei der intakten Luftwurzel bereits etwa 50 cm über der Spitze ein, gleichzeitig oder bevor die Korkbildung beginnt. Es folgen darin noch die anliegende Reihe Rindenzellen resp. die aus ihr hervorgegangene äußere Reihe Korkzellen. Außer ihrer Verholzung sind sie auch noch verkorkt und färben sich mit Sudanglyzerin leuchtend rot. Die inneren Korklagen bleiben dünnwandig. Diese sklerisierten Zellen waren rot gefärbt und behalten sie ihren Anthozyangehalt bei, selbst noch hoch oben unter der Insertionsstelle einer 177 cm langen Luftwurzel.

Cissus quadrangularis L. Im Sommer 1926 waren große Pflanzen, die an horizontalen Drähten hingeleitet wurden, vorhanden, an deren zahlreich entwickelten Luftwurzeln die physiologischen und auch die folgenden anatomischen Untersuchungen ausgeführt wurden.

Die etwa 2—2,5 mm dicken Luftwurzeln unserer Art, die noch nicht den Boden erreicht haben, ähneln äußerlich sehr denen von *Vitis pterophora*, nur sind sie bleich und nie rot gefärbt, auch bereits während des Luftlebens ausgesprochen geotropisch. In der Rinde finden sich wieder die gewohnten großen Raphidenschläuche vor mit in jungen Stadien mehrbündeligen später immer einbündeligen Raphidenzellen. Raphiden wurden auch im zentralen Mark dicht über dem Vegetationspunkt festgestellt. Die Haubenzellen verholzen nicht.

Der Zentralzylinder ist immer kreisrund und enthält auch bei schwachen Wurzeln schon mehr (primäre) Gefäßgruppen als bei *Vitis pterophora* (eine 2 mm dicke Luftwurzel wies bereits 1 cm über dem Scheitel 7 Gefäßgruppen auf), zwischen denen sehr breite Siebteile liegen. Der Perizykel ist auch vor den Siebteilen immer mehrschichtig (wenigstens 3—4 Zellagen). Die Endodermis läßt keine CASPARY'schen Punkte erkennen. In Sudanglyzerin färben sich ihre Wände leuchtend rot, sind also wohl kutinisiert oder verkorkt. Die primäre Rinde ist 16—18 Zellagen stark. Auch hier setzt in älteren Teilen normaler Luftwurzeln schon während des Luftlebens schwaches Dickenwachstum ein, das in der „gefaßten“ diese fast gleichmäßig in ihrer ganzen Länge anschwellen läßt. Dabei treten Besonderheiten auf, die sich an dekapitierten Luftwurzeln, wo die Veränderungen graduell ansteigen, leicht verfolgen lassen.

Das zentrale unverholzte Mark wird nicht durch Füllgewebe verengt, sondern bleibt in seinem ursprünglichen Zustande. Seitlich der primären Gefäßgruppen (es sind immer 6—8 in einer Luftwurzel vorhanden) entstehen durch das Kambium neue sekundäre Gefäßgruppen, die U-förmig mit offenem Bogen die primären Gefäße flankieren (Taf. IV, Fig. 26 u. 29), so daß vor den primären Gefäßgruppen sekundäre Markstrahlen entstehen. An älteren gefaßten Wurzeln bilden sich weitere sekundäre und tertiäre Markstrahlen aus, die auch in den älteren Teilen verholzen (in Taf. IV, Fig. 26 und 29 schraffiert), so daß ein zusammenhängender Holzring entsteht.

Merkwürdig ist das Verhalten des mehrschichtigen Perizykels. An einer dekapitierten Luftwurzel, die erst zwei kleine 3 und 4 mm lange Ersatzwurzeln gebildet hatte, waren 3 cm über dem Stumpfende die der Endodermis anliegende Reihe Perizykelzellen schon in mehrfach perikline Teilungen eingetreten (Taf. IV, Fig. 27), so daß ein Perizykelkambium entsteht. Das gleiche erfolgt auch nach dem „Fassen“ der Luftwurzel. Durch das Dickenwachstum (Kambium) im Verein mit der kambialen Tätigkeit des Perizykels wird die Rinde, die außen keinen hypodermalen Kork bildet, zusammengedrückt. Zwischen den zerquetschten (nicht verkorkten) Rindenzellen fallen größere sklerisierte Zellen auf (SR in Taf. IV, Fig. 26 und 30), die meist zu mehreren zusammenliegen (s. Tangentialschnitt Taf. IV, Fig. 28) wobei die Endzellen oft flaschenkopffartige Ausbuchtungen zeigen. Sie sind in der Form rechteckig, getüpfelt und verholzt. Auch die Endodermis verholzt und färbt sich außerdem mit Sudan III rot. Die Rindenzellen werden schließlich in Fetzen abgestoßen (Taf. IV, Fig. 30); die periklinen Abkömmlinge des

Perizykelkambiums bilden den der Rinde fehlenden Kork (vP), der in späteren Stadien, wenn Endodermis und die Reste der Rinde schon abgestoßen sind (Taf. IV, Fig. 29K) der Wurzel außen als bräunliche Schuppenborke aufliegt.

Im oberirdischen Teil nimmt der verholzte Zentralzylinder den Hauptteil des Querschnittes ein; bei einer 8 mm dicken Wurzel betrug er im Durchmesser 5 mm. Die sekundäre Rinde und der mehrschichtige Perizykel, die die Rinde zusammensetzen, enthalten zahlreiche neu gebildete Raphidenzellen. Oxalatdrusenzellen sind vor allem als Begleiter der zerquetschten Kribbralprimanen außen an den Siebteilen in Form von Kammerfasern reichlich vorhanden (Taf. IV, Fig. 29 O). Bereits im zentralen Mark, das nicht verholzt, finden sich große Mengen von teilweise schon abgebauter Reservestärke, wie sie in weit größerer Menge in der Speicherwurzel auftritt. Während bei der geößten Wurzel im oberirdischen Teile das Mark klein bleibt, und die Gefäßteile sich stark weiter entwickeln, ändert sich das Bild, je weiter man die Wurzel in den Boden verfolgt. Sie verdickt sich auffallend und bildet sich zu einer knollenartigen Speicherwurzel um, von der nur die abzweigenden Seitenwurzeln normales sekundäres Dickenwachstum aufweisen. Die Hauptwurzel wird dagegen in den Dienst der Stoffspeicherung gestellt. Taf. IV, Fig. 31 zeigt den verkleinerten Querschnitt einer solchen Hauptwurzel von 22 mm Durchmesser, während sie 35 cm darüber nur 8 mm Durchmesser hatte (Taf. IV, Fig. 29 ist ein Teilausschnitt dieser Wurzel). Die sekundären Gefäßteile sind auch hier (Taf. IV, Fig. 31) bogenförmig gestaltet, aber nur wenig weiterentwickelt, die Siebteile schienen nicht funktionstüchtig zu sein, da sie keine Kallusplatten enthielten. Das durch die Tätigkeit des Kambiumringes C mächtig vergrößerte Mark (Taf. IV, Fig. 32) ist vollgepfropft mit in allen Stadien des Abbaues anzutreffenden Stärkekörnern, deren Schichtenzentrum sehr nahe dem Rande liegt, so daß im polarisierten Lichte kein Strahlenkreuz zustande kommt (Taf. IV, Fig. 33).

Die Speicherfunktion dieser unterirdischen Luftwurzelteile (sie sind auch sehr wasserreich) scheint in Beziehung zu dem trockenen Standort in der Heimat zu stehen.

b) *Luffa cylindrica* ROEM.

Sie wird im Münchener Garten im Sommer im Victoriahaus an Drähten längs des Glasdaches hingezogen (s. Textfig. 9). Die schlaff herunterhängenden etwa 2 mm dicken Luftwurzeln haben etwa 2—2½ m Luftraum zu durchwachsen, ehe sie den Erdboden

erreichen. Bis dahin sind sie, vorausgesetzt, daß die Wurzelspitzen unverletzt blieben, unverzweigt und von hellgrünem Aussehen. Nach Eindringen in den Boden (gefaßte Luftwurzel) setzt unmittelbar sekundäres Dickenwachstum im oberirdischen Wurzelteil ein. Die *Luffa*-Wurzeln weisen gegenüber den benachbarten *Vitis*-Wurzeln folgende Unterschiede auf: Sie enthalten nie Anthozyan, sind gegen Bewegungen und Verbiegen (durch Gewächshausbesucher, die sie



Textfig. 9. Luftwurzeln von *Luffa cylindrica* ROEM. (im Vordergrund), dahinter von *Vitis pterophora* BAK. im Münchener Victoriahaus. Rechts das Bassin. Sommer 1928.

gern mit den Fingern betrachten) insofern empfindlich, als die Rinde leichter bricht. Der Zentralzylinder der Wurzel ist aber zugfester gebaut als bei *Vitis*, wenigstens im ausgewachsenen Teil. Seine Verbindung mit der Rinde ist lockerer, so daß sich diese leicht röhrenförmig über den Zentralzylinder abstreifen läßt. Die

wachsende Region ist bei *Luffa* kürzer und minder elastisch gegen Zug. Die Wurzel reißt bei Belastung in der Wachstumszone unmittelbar hinter der Spitze dann durch.

Die Luftwurzeln sind im Querschnitt kreisförmig, von 1,5–2 mm Dicke, radiär gebaut, zylindrisch. Ihre etwas paraboloidisch gestaltete Spitze ist mit einer Haube von außen sich schülferig abstoßenden toten Zellen bedeckt, die durch Spritzen leicht abgewaschen wird. Fetzen dieser Haube lassen sich an der glatten Außenschicht mehrere Zentimeter hoch feststellen.

Der Zentralzylinder ist nach der Stärke der Wurzel 5–8 strahlig und durch eine nicht scharf sich abhebende (teilweise mehrschichtige) Endodermis von der an Interzellularen reichen großzelligen Rinde abgegrenzt. Im oberen, ausgewachsenen Teil der Luftwurzel schließen die Xylemplatten zu einem 5–8strahligen Stern zusammen mit sehr großen zentralen Gefäßen. Über den Phloemteilen bilden sich schwache Sklerenchymbelege.

Es finden sich in den Wurzeln keinerlei Oxalatdrüsen, Raphiden oder andere Zelleinschlüsse außer Chloroplasten und Stärke. Der Stärkegehalt nimmt schon wenige Zentimeter über dem Vegetationspunkt deutlich ab. Sehr feinkörnige Stärke ist weiter oben nur noch in der Umgebung des Zentralzylinders, aber nicht mehr in den peripheren Schichten der Rinde nachweisbar (5 cm über dem Vegetationspunkt). Statolithenstärke ist in der Luftwurzel in der Spitze nicht vorhanden. Der Chlorophyllgehalt der Rinde nimmt in den älteren Teilen, also nach oben zu, und weicht die hellere Außenfärbung einem dunkleren Grün. Die schwach kutinisierte Epidermis kollabiert sehr bald, worauf im oberen Teil der Wurzel die äußersten Rindenzellen verholzen.

Bei der „gefaßten“ Luftwurzel (ebenso bei der verletzten, die aus dem dann keulenförmig anschwellenden Stumpfe Ersatzwurzeln treibt) setzt alsbald starkes sekundäres Dickenwachstum ein; es erreichen solche Wurzeln in wenigen Wochen einen Durchmesser von 6–8 mm. Das Wachstum des Zentralzylinders geschieht hauptsächlich auf Kosten der Rinde, die immer mehr zusammengedrückt wird. Die beim Dickenwachstum nicht stärker vergrößerten Sklerenchymbelege über den Siebteilen rücken damit weiter peripher. Auf Tangentialschnitten durch die Rinde, die also keine sekundäre Verdickung erfährt, fallen meist quadratische, einzeln oder zu mehreren zusammenliegende dickwandige getüpfelte und verholzte Zellen (Steinzellen) auf, von denen die Rinde alter Luftwurzeln ein in der Längsrichtung weiß gestricheltes Aussehen erhält. Stärkespeicherung er-

folgt hauptsächlich im Zentralzylinder und den primären Markstrahlen. Die in den Erdboden flach eingedrungene Spitze wächst schräg in diesem hin und entsendet eine große Anzahl von Nebenwurzeln. Auch hier setzt Dickenwachstum ein, und kommt es zur Vereinigung der Xylemteile zu einem Stern. Die im Boden längere Zeit hingewachsene Spitze besitzt nun eine schlankere, zugespitztere Gestalt als vorher beim Luftwachstum.

Außer der reichlich einsetzenden Seitenwurzelbildung, wäre nur der größere Interzellularenreichtum der Rinde, deren Zellen abgerundetere Gestalt aufweisen, hervorzuheben. Wahrscheinlich hängt diese Erscheinung mit dem Wassergehalt des Bodens zusammen (Taf. V, Fig. 34).

Bei in Wasser eingeleiteten Luftwurzeln starben regelmäßig die eintauchenden Spitzen ab und erst die am Stumpfe aufgetretenen Ersatzwurzeln paßten sich an das Wasserleben an. Darin stimmen sie also mit *Vitis* überein, wo auch im Wasser durch Fäulnis die an das Luftleben angepaßte Wurzel dem raschen Wechsel des Mediums nicht gewachsen war. Vgl. dagegen RICHTER (a. a. O., S. 34) und JOST (a. a. O., S. 637). Ca-Ionen scheinen eine Schutzwirkung bei solchem Wechsel auszuüben, denn nach einem analogen Versuch in 0,04 Mol Ca (NO₃)₂ hielten sich die Wurzeln 4 Wochen bis zum Abbruch des Versuches lebend wie bei *Vitis*. Eine Besonderheit wiesen aber doch diese und die in reinem Wasser entstandenen Ersatzwurzeln auf. Es trat eine weitgehende Auflockerung und Sprengung der Rinde durch hyperhydriche Wucherungen der Rinde auf, ohne daß der Zentralzylinder dadurch in Mitleidenschaft gezogen wurde. Die in der Nähe der Endodermis liegenden Rindenzellen gaben ihre kugelige Gestalt auf und streckten sich palisadenartig in radialer Richtung, wobei auch tangential Teilungen auftraten. Die Vermehrung der Zellelemente und ihre Streckung führte eine Zerreißung der Wurzelrinde oft gleichzeitig an mehreren Stellen (Taf. V, Fig. 35) herbei. Diese hyperhydriche Wucherungen im Sinne von KÜSTER (a. a. O., S. 49 ff.) und nicht die zahlreich gebildeten gleichfalls ageotropischen Seitenwurzeln waren also die Ursache der Zerstörung des Wurzelkörpers.

Während sie bei *Vitis* von der Außenschicht der Rinde ihren Ursprung nahmen, entstehen sie hier aus inneren Rindenlagen, die sich schlauchförmig auf das Doppelte bis Achtfache ihrer Länge strecken, wodurch ein auffallendes palisadenartiges Gewebe entsteht. Mit Sudanglyzerin färbten sich die Endodermis, in der keine Durchlaßzellen nachweisbar waren, die Rindenzellen einschließlich dieser

„Palisaden“ rot. Man könnte versucht sein, die Verkorkung der Rinde im Wasser als eine Schutzanpassung gegen die auslaugende Wirkung des Wassers anzusprechen.

Die eigentümlichen hyperhydrischen Rindenwucherungen, die zur völligen Sprengung der Rinde führten, hatte auch JOST (a. a. O., S. 638) an in Wasser eingetauchten Luftwurzeln von *Luffa amara* ROXB. beobachtet. Hier blieb anscheinend die Hauptwurzel am Leben. Man kann der Deutung, die auch RICHTER (a. a. O., S. 33) den lentizellenartigen Wucherungen seiner in Wasser gewachsenen *Monstera acuminata* gibt, nicht unbedingt beipflichten, daß es sich hier (wie auch bei *Luffa* und *Vitis*) um „Respirationsorgane“ und „Pneumathoden“ handeln müsse. Es müßte erst einmal nachgewiesen werden, daß durch diese auch unter Wasser befindlichen Organe ein Gasaustausch tatsächlich erfolgt (vgl. dazu auch HARTSEMA, a. a. O., S. 261). Wir fanden bei *Luffa* die Lentizellen zum Teil stark lufthaltig, wie man an der Lichtbrechung schon äußerlich erkennen konnte (s. Textfig. 2), teilweise waren aber auch die Lentizellen von Wasser infiltriert. Eine Aufnahme von Luft aus Wasser dürfte wohl gänzlich ausgeschlossen sein. Das wäre aber gerade bei Luftmangel der an das Wasserleben nicht adaptierten Wurzel wohl notwendiger als die Gasabgabe. Die Tatsache, daß eine Zerstörung und Absterben der Wurzeln bei längerem Verweilen in Wasser erfolgt, läßt die propagierte Zweckmäßigkeit der Einrichtung zum mindesten recht zweifelhaft erscheinen (vgl. auch KÜSTER, a. a. O., S. 507).

c) Araceen.

Über den anatomischen Aufbau der Araceenluftwurzeln und ihren früh erkannten Dimorphismus in Nähr- und Haftwurzeln existiert eine reiche Literatur. Am eingehendsten sind diese Unterschiede durch die Arbeiten von SCHIMPER, WENT, PORSCH und GOEBEL (a. a. O. III, S. 1300) untersucht worden.

PORSCH stand für seine Wurzelmonographie von *Philodendron Selloum* KOCH von WETSTEIN im September 1901 am Rio Branco gesammeltes Material zur Verfügung, dem leider nur der Mangel der Wurzelspitzen und der im Boden eingewurzelten Teile nebst Seitenwurzeln anhaftete.

Da uns nicht so sehr der Dimorphismus (die physiologische Arbeitsteilung) verschiedener Wurzeltypen interessierte, als vielmehr die Frage, welche Veränderungen die Nährwurzel beim Übergang

vom Luftleben zum Erdleben erfährt, konnten die anatomischen Befunde von PORSCH nur teilweise verwertet werden.

Ehe aber auf diese Kernfrage näher eingegangen werden soll, sei ein Punkt aus der Arbeit von PORSCH herausgegriffen, der uns revisionsbedürftig erschien: die Entstehung der im Querschnittsbilde schmetterlingsartigen Lappung des Zentralzylinders, einer Besonderheit, die nur wenigen Araceen eigentümlich ist. Uns stand dazu reichlich Material von *Philodendron Sellowi* KOCH im Münchener Botanischen Garten zur Verfügung.

Über die Lappung des Zentralzylinders schreibt ENGLER (a. a. O. S. 13): „Der zentrale Zylinder, von einer Kernscheide mit radial verkorkten Wänden begrenzt, bleibt bei den meisten *Philodendron* rund; bei *Ph. speciosum* aber ist er in älteren Wurzeln auf dem Querschnitt dreilappig, bei *Ph. bipinnatifidum* und *Ph. Sellowi* vier- bis fünflappig, nachdem er in der Jugend rund gewesen war (von uns gesp.) Bei den letztgenannten Arten, welche der Sektion Meconostigma angehören, besteht die Rinde aus rundlichen Zellen, welche große Interzellularräume zwischen sich lassen. Nur gegen die beiden Schutzscheiden wird der Verband der Zellen inniger und lückenloser. LIERAU¹⁾, dem diese Angaben entnommen sind, bemerkt, daß er in alten 2—3 cm dicken Nährwurzeln eine eigentümliche Art der Zellbildung beobachtet hat: „die runden Zellen teilen sich durch Querwände in zwei Tochterzellen, und zwar nach allen Richtungen des Raumes. Bei vielen solchen in Teilung begriffenen Rindenzellen teilt sich dann wieder eine Tochterzelle, noch ehe sie ausgewachsen und die Gestalt der Mutterzelle angenommen hat, durch eine zu der ersten senkrecht stehende Querwand in zwei neue Zellen. Hierdurch kommt eine Art Dickenwachstum mit gleichzeitiger Vermehrung der Lufträume zustande. Es ist nicht unwahrscheinlich, daß durch dieses sekundäre Wachstum, wenn dasselbe nur an gewissen Stellen der inneren Rinde auftritt, die lappige Bildung des axialen Zylinders entsteht. An den Stellen, wo das Wachstum entsteht, wölbt sich die Rinde weit in das axiale Bündel hinein, während die im Wachstum nicht geförderten Partien zurückbleiben. Doch ist dies nur eine Vermutung.“

Obwohl PORSCH, außer dem v. WETTSTEIN'schen Material auch eingetopft Material aus den Fürstlich Schwarzenberg'schen Gewächshäusern zur Verfügung stand (vgl. a. a. O., S. 410) (seine Fig. 45 ist solchem entnommen, wobei leider nicht angegeben wurde,

¹⁾ LIERAU, a. a. O., S. 27 u. 29: „in der Jugend sind die Gefäßbündelstränge beider rund auf dem Querschnitt“.

in welcher Entfernung von der Spitze der Schnitt geführt wurde), vermag er eine befriedigende Erklärung dafür auch nicht zu geben. S. 410 schreibt er: „Überblickt man die erwähnten Querschnittsformen (des Zentralzylinders), so resultiert als gemeinsamer Grundzug, bei möglichster Verbreiterung des Einzellappens durch tiefe Einschnürung derselben eine weitgehende Zerklüftung des Zentralzylinders zu erzielen. Ins Räumliche übersetzt heißt das so viel als mehr oder minder weitgehende Auflösung des Zentralzylinders in mehrere Längsstränge bei möglichster Wahrung der Gesamtmasse desselben. (Im Original gesperrt.) Dieser Bau wird sofort klar, wenn man sich die Funktion und Beanspruchung der Nährwurzel vergegenwärtigt. Der Aufbau der mächtig geförderten Assimilationsorgane bedarf einer gewaltigen Summe anorganischer Baustoffe, welche die von der Höhe des Stützbaumes herab in den Boden entsendeten Nährwurzeln an die Stätten des Verbrauches zu befördern haben. Infolge des Einwurzeln ihrer Spitzen in den nahrungsspendenden Boden erscheinen sie wie straff gespannt und bilden so häufig ein sehr unliebsames Bewegungshindernis für den Urwaldpionier. Diese doppelte Aufgabe erfordert zugfesten Bau bei möglichst reicher Entwicklung des Leitungssystems.“

„Dem Bedürfnis nach erhöhter Zugfestigkeit entspricht die Tendenz zur Zerklüftung des Zentralstranges nach dem Model der Kabelkonstruktion. Dem Streben nach Erhaltung einer ausgiebigen Masse von Leitungsgewebe entspricht die Breite der Lappen im Querschnittsbilde. Wir werden später bei Besprechung der Hauptwurzel sehen, daß der Zentralzylinder derselben seiner verschiedenen Funktion und Beanspruchung entsprechend wesentlich anders aussieht.

Die erwähnte Lappung des Zentralzylinders vollzieht sich, wie die Entwicklungsgeschichte zeigt, erst allmählich im Laufe der Ontogenie der Wurzel Hand in Hand mit der Steigerung der Leistungsbedürfnisse, resp. Beanspruchung auf Zugfestigkeit. In ganz jungen Wurzeln ist der Zentralzylinder im Querschnitte vollkommen kreisrund (vgl. LIEBAU, a. a. O., S. 27).“

Diese teleologische Deutung einer anatomischen Struktur aus der angenommenen Funktion ist aber unhaltbar. Einmal besitzen die Haftwurzeln, wie man sich aus den Abbildungen 1 und 2 bei PORSCH überzeugen kann, ganz die gleiche Lappung und dann findet sich diese von MOEBIUS bereits als Schmetterlingsstruktur gut charakterisierte Zerteilung bei anderen Luftwurzeln der Araceen nicht, die doch den gleichen, vielleicht sogar stärkeren Zugkräften

ausgesetzt sind. Es ist aber die oben zitierte angeblich entwicklungsgeschichtliche Entstehung der Lappung offenbar von LIERAU kritiklos übernommen worden, denn in ganz jungen nur wenige Millimeter langen Luftwurzeln fand sich genau dieselbe starke Lappung wie in älteren Teilen.

Haftwurzeln wie Nährwurzeln sind in ihrer typischen Ausbildung leicht voneinander zu unterscheiden. Während die ersteren meist ageotrop horizontal vom Stamme wegwachsen, dafür aber für Berührungsreize empfindlich sind und sich um dargebotene Stützen legen, zeigen die Nährwurzeln von Anfang an ausgesprochen positiv geotropes Wachstum. Anatomisch sind die Nährwurzeln durch zahlreichere und größere über den ganzen Querschnitt verteilte Gefäße ausgezeichnet, während die Haftwurzeln weniger und englumigere Gefäße besitzen, die in der Mitte fehlen. Sie sind durch ein zentrales unverholztes Mark charakterisiert.

Wichtig ist, ob eine Nährwurzel vorliegt, die noch nicht den Erdboden erreicht hat, oder eine bereits im Erdreich verankerte („gefaßte“) Wurzel.

Hinsichtlich der Wachstumsgeschwindigkeit fand LINSBAUER (a. a. O., S. 279) bei anderen Araceen die Wachstumszone bei Haftwurzeln geringer als bei Nährwurzeln, doch liegen von ihm für *Ph. Selloum* keine Angaben vor.

Die Haftwurzeln erwiesen sich künstlich in Erde eingeleitet nach längerem Wachstum gleichfalls als positiv geotropisch. Statolithenstärke ist in der Columella beider Typen reichlich vorhanden. Auch kommen Übergänge zwischen Nähr- und Haftwurzeln vor.

Beide Wurzelarten sind Adventivwurzeln, die meist unterhalb der Mitte eines Laubblattes entspringen. Bei allen kräftigen Wurzeln beider Wurzeltypen zeigt der Zentralzylinder eine stark vier- bis fünfblattige Gliederung (Schmetterlingsstruktur), ist also dorsiventral. Meist waren die größeren Lappen nach oben gelegen, doch ließ sich eine konstante Symmetrie nicht feststellen.

Die Regenerationskraft verletzter Luftwurzeln in Luft ist nur gering. Es dauerte wochen- ja monatelang, ehe nach Verletzung oder Dekapitierung eine Ersatzwurzel gebildet wurde. Es bildete sich auch keine Kalluswucherung wie bei den Dikotylenwurzeln. Die Wundfläche wird vielmehr durch das reichlich aus den verletzten Harzgängen austretende stark riechende goldgelbe, später braun und zähflüssige Harz verschlossen.

Auch die monatelang in Wasser gehaltene und dort weiter gewachsene Luftwurzel zeigte, wie noch näher ausgeführt werden wird,

keine wesentliche Änderung der Schmetterlingsstruktur. Dagegen war an den in Erde gebildeten Ersatzwurzeln und Seitenwurzeln entsprechend ihrer abnehmenden Dicke und ihrem höheren Verzweigungsgrad eine zunehmende Abrundung des Zentralzylinders zu bemerken. Seitenwurzeln zweiter und höherer Ordnung hatten bereits einen kreisrunden Zentralzylinderquerschnitt.

Die folgenden anatomischen Angaben beziehen sich, wenn nicht ausdrücklich anders bemerkt, auf Nährwurzeln, von denen uns Material bis zu 3 cm Durchmesser zur Verfügung stand. Die weitgehende Veränderung des oberirdischen Teiles der gefaßten Luftwurzeln, wie sie PORSCH in seinen Fig. 45 und 46 auf Taf. XLI darstellt, konnte vollauf bestätigt werden.

Wenn auch die Existenzbedingungen unserer Gewächshauspflanzen mit denen des natürlichen Standortes nicht ganz übereinstimmen können, so ist zur Untersuchung vorstehender Fragen es keineswegs nötig, in die Heimat der Pflanze zu gehen.

Da, wie auch PORSCH richtig erkannt hat, das Alter der Wurzel für die vergleichende Untersuchung sehr wichtig ist, war es notwendig, von jungen Entwicklungszuständen auszugehen und die Verhältnisse am Wurzelvegetationspunkt eingehend mitzubersichtigen. In dieser Hinsicht sollen die folgenden Untersuchungen auch (durch die Art seines Materials bedingte) Lücken der PORSCHschen Monographie mit ausfüllen helfen.

Auch hierbei soll, solange die Nährwurzel noch nicht den Boden erreicht hat, sie von der im Boden verankerten „gefaßten“ prinzipiell wegen ihrer gänzlich veränderten Struktur auseinandergehalten werden.

Einen (teilweise etwas schematisierten) Längsschnitt durch eine ungefaßte Luftwurzel zeigt Taf. V, Fig. 36 a. Die Spitze ist annähernd halbkugelig, grünlich, auch weiter oben etwas anthozyanhaltig, außen schleimig, soweit sie noch nicht von der Stereom-scheide bedeckt ist. Die Zellen der Wurzelhaube erstrecken sich als langgestreckte, schwärzliche auch äußerlich erkennbare Zellen bis etwa 5—6 cm auf die Wurzel hinauf. Auf einem Querschnitt 12 mm hinter der Spitze war die Wurzel außen noch mit 6—7 Lagen solcher Haubenzellen, in 20 mm noch mit 5 Lagen bedeckt. Das Auffallende an solchen Wurzeln ist, daß die Initialen für Plerom, Periblem, Dermatogen und Calyptra auf einer hoch nach innen gewölbten Initialenglocke J liegen. An den Primordialgefäßen, sowie den zahlreich im Periblem vorhandenen Harzgängen erkennt man deutlich die Orientierungsrichtung der Zellen, die auf eine über der

Columella (Co) gelegene nicht scharf abgegrenzte Stelle zustreben, wo die mehr oder weniger quadratischen Zellen sowohl in Teilungen längs wie auch quer zur Wurzelachse eintreten. Unter dieser Initialenglocke finden vorwiegend Querteilungen statt, so daß aus 5—7 Teilungen gebildete abwärts verlaufende Zellzüge von Columellazellen entstehen, die unter dem Periblem etwas strahlenförmig auch nach außen ausbiegen, an die sich spitzenwärts quadratische und polygonale Zellen anschließen (wie es in der Zeichnung schematisch anzudeuten versucht wurde). Gegen die Haubenzellen, die in der Mitte der Wurzel mehr abgerundet, nach den Flanken derselben in der Längsrichtung gestreckt sind, grenzen sich diese ziemlich unvermittelt ab.

In der Columella findet sich regelmäßig Statolithenstärke, die von der Initialenglocke bis in die äußersten Spitzenzellen reicht, und zwar in erheblichen Mengen. Jenseits der gestrichelt markierten Grenzlinie findet sich nur spärlich sehr feinkörnige, nicht verlagerungsfähige Stärke in den äußeren seitlichen Haubenzellen, sowie im ganzen Bereich der Rinde einschließlich der Pleromeinbuchtungen. Epidermis, wie die anschließenden hypodermalen Schichten färben sich mit Chlorzinkjod gelb. In diesen Schichten finden sich allein Raphidenzellen (Ra), die an der Wurzelspitze noch klein und mit querliegenden Bündeln, sich weiter aufwärts in der Längsrichtung bedeutend strecken, wobei die gleiche Umorientierung der Nadelpakete wie bei den Ampelideen festgestellt wurde. Die ursprünglich großkörnigen Zellen waren nach erfolgter Streckung kernlos, die Nadeln auseinandergezogen. Außer in peripheren Rindenzellen fehlten Raphiden vollständig.

Die auffallend langen und ganz gerade verlaufenden Harzgänge, die an der Spitze bogenförmig nach den Initialen gerichtet sind, finden sich nur im Periblem und den Einbuchtungen. In den Gefäßen tritt schon 1 cm über der Spitze Tüpfelbildung und Spiralverdickung auf.

Die eigenartige Lappung des Pleroms (s. die folgenden Figuren) steht mit der glockenartigen Anordnung der Initialen in Zusammenhang. Diese Initialenglocke verflacht sich bei allen Erdwurzeln, die auch eine schärfere Zuspitzung erfahren. Taf. V, Fig. 36 b ist der Längsschnitt durch eine 22 cm lange, im Boden gewachsene Ersatzwurzel. Eine weitere Verflachung der Initialenglocke bis zur konvexen Vorwölbung findet bei den weiteren Seitenwurzeln solcher Erdwurzeln statt, womit der Wurzeltyp mit paraboloidem Plerom-

scheitel und rundem Zentralzylinder erreicht wird. Taf. V, Fig. 36 c ist eine Seitenwurzel von 36 b.

Diese im Querschnitt schmetterlingartig gelappte Struktur des Zentralzylinders erhält sich bei der ungefaßten Wurzel ziemlich unverändert durch ihre ganze Länge. Die Querschnittsbilder Taf. V, Fig. 37 a—d stammen von der Wurzel 36 a. Die Kontur gibt den Verlauf der Endodermis an. An diese grenzt in regelmäßigen Zelllagen von großen pflastersteinartigen Zellen mit vierkantig sternförmigen Interzellularen die innere Rinde, auf die weiter außen die weniger regelmäßig gebaute, von zahlreichen Harzgängen durchzogene primäre Rinde folgt.

Wenn ein gewaltsames Eindringen des Rindenparenchyms durch ungleichartiges Dickenwachstum (n. LIERAU, a. a. O., S. 27) vorläge, dann würde das Querschnittsbild nicht diese Regelmäßigkeit aufweisen, sondern Pressungen und Verschiebungen der passiv zurückgedrängten Zellen zeigen, da der Zentralzylinder dann gewissermaßen durch Rindenkeile aufgespalten würde. Davon kann aber keine Rede sein.

20 cm hinter der Spitze (Taf. V, Fig. 37 b) war der CASPARY'sche Streifen deutlich in der Endodermis erkennbar; es hatte sich aber, wie auch aus den höher gelegenen Schnitten hervorgeht, an dem Umriß derselben nichts geändert.

Nach ENGLER besitzen die jungen Adventivwurzeln aller Philodendronarten ein Velamen, welches selten zwei-, meistens einschichtig und nur von kurzer Dauer ist. Nur bei den Erdwurzeln wachsen diese Epidermiszellen zu kurzen Wurzelhaaren aus. Bei den Luftwurzeln werden sie bald kernlos und von der darunterliegenden Exodermis ersetzt, die schon im Urmeristem am Vegetationspunkt sich durch ihre radiale Zellstreckung deutlich von der Rinde abhebt. Durch perikline Teilungen bildet sich wenige Zentimeter über der Spitze aus ihr das Korkstereom. In Taf. V, Fig. 37 a waren die radial gestreckten Epidermiszellen noch von 5—6 Lagen Haubenzenellen umgeben. In Taf. V, Fig. 37 b war bereits eine etwa 6 Zelllagen starke Stereomscheide gebildet. Bezüglich dieser Scheide, die den oberirdischen Wurzelkörper in einer durchschnittlichen Dicke von ca. 1 mm außen umkleidet, äußert sich PORSCH (a. a. O., S. 407): „Da ich vor dem *Fait accompli* stehe und mir jüngere Entwicklungsstadien der Wurzel nicht zur Verfügung stehen, kann ich bezüglich der Entstehung der Stereomscheide nur das angeben, was der fertige Zustand nahelegt.“

Nach MÖBIUS (a. a. O., S. 281) der den Ausdruck Stereomscheide für diese des Velamens entbehrenden Araceenwurzeln prägte, geht die Entwicklung des Periderms folgendermaßen vor sich: „Die subepidermale Rinde besteht anfangs aus mehreren Schichten radial gestreckter Zellen, welche bald ihren Inhalt verlieren und ihre Wände braun färben. Gegen diese setzt sich scharf ab die nächst innere Schicht, deren Zellen von derselben Gestalt sind, aber noch reich an Inhalt und mit ungefärbten Wänden. Jene sterben samt der Epidermis ab und diese wird zur äußersten Schicht und bildet eine neue Oberhaut. Die darunter gelegenen langgestreckten und meist tangential abgeplatteten Zellen verdicken sich sklerenchymatisch und stellen eine aus einer oder mehreren Schichten bestehende Scheide dar, die ich zum Unterschied von der die Schutzscheide umgebenden Außenscheide als Stereomscheide bezeichnen will. Innerhalb derselben findet gewöhnlich Korkbildung statt, indem eine schon frühzeitig differenzierte Lage von wieder radial gestreckten Zellen zum Phellogen wird.“

Wir können diese Angaben von MÖBIUS, die sich auf *Ph. Selloum* beziehen, nur bestätigen. Das Phellogen ist hypodermalen Ursprungs, geht also aus der primären Rinde hervor. An dieses setzt sich dann mit zunehmendem Alter der Wurzel eine immer mächtiger werdende rotbraune Stereomscheide an, die eine äußerst feste, geradezu knorpelige Konsistenz hat, an deren Aufbau meist weit über hundert zerdrückte und verbogene Zellschichten teilnehmen. Ihre Zellen sind prosenchymatisch ineinander verkeilt und finden sich in älteren Teilen, etwa von 50 cm über der Spitze an auch die von PORSCH S. 409 erwähnten und in seiner Fig. 20 abgebildeten Nester von sehr dickwandigen, nicht gebräunten, und sehr stark lichtbrechenden Sklerenchymzellen eingestreut.

Taf. V, Fig. 37c zeigt den Zentralzylinder 50 cm hinter der Spitze. Die Wurzel hat hier bereits einen Durchmesser von 9 mm durch Zellvergrößerung und Zellvermehrung erfahren. Die Sklerisierung der Gefäße ist weiter fortgeschritten, das Füllgewebe aber noch unverholzt. In der Stereomscheide fallen die gleichfalls unverholzten Sklerenchymfasern auf.

Auch in 80 cm über der Spitze (Durchm. 9,5 mm) ist das Füllgewebe noch nicht verholzt. Dieser Prozeß setzt bei ungefaßten Wurzeln in etwa einem Meter Entfernung von der Spitze ein, vollzieht sich aber wesentlich schneller, falls die Wurzel den Erdboden erreicht hat. Der Zentralzylinder einer gefaßten Luftwurzel stellt dann einen massiven gelappten Holzkörper dar, in dem der Skleri-

sierungsprozeß auch die Endodermis und den Perizykel vor den Siebteilen ergreift.

Das von PORSCH in seiner Fig. 45 wiedergebene Querschnittsbild einer ca. 1 cm dicken Nährwurzel eines eingetopften Exemplars stammte wahrscheinlich von einer gefaßten Nährwurzel. Der Vergleich mit seiner Fig. 46 ist besonders instruktiv, weil er die durchgreifenden und sich sehr rasch einstellenden Veränderungen nach der Verankerung im Boden aufzeigt.

Außerdem enthält die Rinde der gefaßten Luftwurzel viele Gerbstoffzellen und massenhaft Oxalatdrusen, die vorher fehlten.

Während bei der ungefaßten Luftwurzel das Querschnittsbild des Zentralzylinders unverändert sich erhielt, tritt bei der gefaßten Wurzel im Neuzuwachs eine allmähliche Abrundung ein (s. Taf. V, Fig. 38). Die Querschnittsbilder stammen von einer Wurzel, die erst etwa 20 cm dem Boden flach aufgelegt hatte, ehe sie in ihn eindrang. An der Auflagestelle hatte sie 2 kräftige Seitenwurzeln S_1 und S_2 getrieben. Sie war als typische Nährwurzel (Taf. V, Fig. 38a) mit 12 mm Durchmesser senkrecht abwärts gewachsen. 50 cm tiefer (Taf. V, Fig. 38b) zeigt sie bei 11 mm Durchmesser noch dieselbe Lappung, nur sind in der Mitte weniger Gefäße vorhanden. Weitere 25 cm tiefer (85 cm unter der Austrittsstelle), wo die Wurzel den Boden berührt hatte und zwei kräftige Seitenwurzeln S_1 und S_2 abzweigte, findet sich ein unverkennbarer Übergang zur Haftwurzelstruktur (Taf. V, Fig. 38c), indem in der Mitte im gefäßfreien, durch Strichelung umgrenzten Raum, Nester von unverholzten Zellen im sonst verholzten Füllgewebe auftraten. Die Zahl der Gefäße und ihr Durchmesser hat weiter abgenommen. Auch hat eine geringe Abrundung der Lappung besonders an den angekreuzten Stellen Platz gegriffen. Diese Änderung steht wahrscheinlich mit dem Nichteindringen in den Boden (das erst ca. 10 cm später erfolgte) und mit der Seitenwurzelbildung in Zusammenhang. Durch die kräftigen Seitenwurzeln, die wie Ersatzwurzeln wirkten, fand eine korrelative Beeinflussung und Umstimmung der Hauptwurzel statt. Taf. V, Fig. 38d—g zeigen die weitere Vereinfachung dieser Wurzel, die mit einer starken Stereomscheide sich umgeben hatte. Eine in 28 cm Tiefe von ihr abgehende 3. Seitenwurzel S_3 weist einen fast runden Zentralzylinder auf. Sie erwies sich, obgleich an einer typischen Haftwurzel entstanden, durchaus als Nährwurzel. Die Gefäße verteilten sich über den ganzen Querschnitt: die Epidermis war zu Wurzelhaaren ausgewachsen (S_3). Wenige cm

unter dieser Verzweigung zeigte die Hauptwurzel deutliche Verkümmerscheinungen.

Die oben bereits erwähnten Seitenwurzeln S_1 und S_2 erwiesen sich ebenfalls als Nährwurzeln. Eine weitere Vereinfachung des Querschnittsbildes der Zentralzylinder zeigen die Figuren S_1 und S_2 .

S_1 , die 10 mm oberhalb S_2 entspringt, ist an der Austrittsstelle 5,5 mm, S_2 6 mm dick. Beide Wurzeln treiben in der Erde weitere Seitenwurzeln und schwächere Saugwurzeln. Sie konnten ca. 40 cm tief verfolgt werden. Die Querschnittsbilder sind verschiedenen Höhen entnommen. Wohl von der Hauptwurzel, die sich zur Haftwurzel weiter entwickelte, bedingt, sind in beiden Seitenwurzeln 1 cm unter der Austrittsstelle die Einsprenglinge unverholzter Markzellen, die als kleine (durch Schraffur angedeutete) Nester im sonst verholzten Füllgewebe sich vorfanden, in 20 cm Entfernung aber verschwunden waren. Die Zunahme von Oxalatdrusen später auch von Raphidenbündeln in den Zellen der Rinde steht mit der Funktion als Erdwurzel in Zusammenhang. Bei beiden Wurzeln tritt eine weitere Abrundung des Querschnittsumfangs ein; die weiteren Saugwurzeln an diesen beiden Wurzeln hatten alle kreisrunden Pleromquerschnitt.

Schwierig ist die Beantwortung der Frage, wodurch diese Strukturänderungen bedingt werden.

Während LIERAU annahm, daß die Lappung durch Hineinwuchern von Rindengewebe zustande komme, wurden als Ursache für die sehr allmählich erfolgende Abrundung Ungleichheiten im sekundären Zuwachs, der aus Endodermis und Perizykel erfolgt, festgestellt.

Durch perikline Teilungen in diesen Schichten entstehen die regelmäßig angeordneten Zellreihen der Innenrinde. Es finden ferner neben Zellvergrößerung auch Neubildung von Harzgängen aus diesen Schichten statt. Auch werden im Zentralzylinder neue Gefäße angelegt.

In der normalen, noch ungefaßten Luftwurzel gehen die Zellteilungen in Endodermis und Perizykel sowohl auf den Konvexseiten wie in den Einbuchtungen mit gleichbleibender Regelmäßigkeit vor sich. Bei der „gefaßten“ Wurzel ist die Zellvergrößerung in den Buchten stärker, wodurch eine schrittweise Abrundung (im Vegetationspunkt) des Zentralzylinders zustande kommt. Die Rinde ist also dabei nicht aktiv, sondern passiv beteiligt und paßt sich den Veränderungen des Pleroms (Abflachung der Initialenglocke) kongenital an.

Es war naheliegend, in der mechanischen Hemmung durch die Bodenpartikel, die ja auch zu einer Zuschärfung der Spitze führt, in der Streckung der Columella und akropetalen Verkürzung der Wachstumsregion, die unmittelbare Ursache zu suchen.

Allein die folgenden Versuche lassen Druckverhältnisse als wenig wahrscheinlich annehmen. Es muß die Strukturänderung einstweilen als Folgeerscheinung einer Funktionsänderung angesprochen werden.

Eine mechanische Hinderung des Wachstums durch Eingipsen der Spitzen wurde bei *Ph. Selloum* nicht vorgenommen, doch wurde bei der am 8. III. 1928 in Wasser eingeleiteten Nährwurzel das Wachstum stark gemindert. Diese Wurzel wuchs noch 24 cm in Wasser weiter, wobei das Wachstum erst nach 5 Monaten zum völligen Stillstand kam. Es war in den letzten 2 Monaten zwar nur noch ganz gering gewesen und betrug nur noch einen Bruchteil eines Millimeters. Wenn Wachstumshemmung für sich strukturändernd wirken würde, hätte man sie hier durchgreifend erwarten können. Der anatomische Befund (Taf. V, Fig. 39) bestätigte nicht diese Annahme. Die Schnitte wurden in verschiedener Höhe geführt. Die Wurzel hatte von 9 mm Durchmesser über Wasser ihren Durchmesser auf 5,5 mm über der Spitze (Taf. V, Fig. 39 c u. d) verkleinert. Trotz der monatelangen Wassereinwirkung war der Vegetationspunkt anscheinend gesund geblieben, nur im oberen Teil zeigte die Wurzel zuletzt Lentizellenpusteln¹⁾ und Schrumpfungerscheinungen. An den angekreuzten Stellen ist eine geringe Abrundungstendenz unverkennbar.

Daß diese „Wasserwurzel“ vollkommen unverzweigt blieb, wurde schon an anderer Stelle hervorgehoben, ebenso auch die auffallende Lebensfähigkeit, die auch anderen Araceenwurzeln eigen ist.

Es wurde schon erwähnt, daß Übergänge von Nähr- zu Haftwurzeln vorkommen. Solche zeigten sich auch in der Wuchsrichtung bei Nährwurzeln, die den Boden nicht erreichen konnten, weil die Pflanze auf einem erhöhten Sockel stand. So hatten im Sommer 1928 zwei kräftige, anfangs positiv geotrop nach unten gewachsene Nährwurzeln nach etwa einem Meter Gesamtlänge ihre Richtung geändert. Sie wuchsen, wie nach einer Stütze suchend, annähernd horizontal weiter und hatten ihre geotropische Reizung offenbar eingeübt. Diesen Wurzeln A und B wurden Stützen in Form von

¹⁾ Lentizellenwucherungen hat auch RICHTER a. a. O. bei seiner in Wasser gewachsenen *Monstera* festgestellt (s. seine Taf. VIII—X).

zwei etwa 10 cm dicken, mit feuchtem Sphagnum gefüllten Bambusrohren geboten, die aufrechtstehend auf Pfählen an die Wurzeln gebracht wurden. Die zuletzt horizontal gewachsenen Wurzelspitzen wurden in dieser Lage an den Stützen angebunden, die sie weiterhin in dicht anliegenden Schlingen zweimal umwuchsen. Sie erwiesen sich also jetzt tatsächlich als Haftwurzeln. Die eine Wurzel A wurde 1929 von der Stütze abgenommen und dekapitiert. Die Wurzelspirale lag dann auf der Erde und bildete eine Ersatzwurzel von 54 cm Länge, die in den Boden eindrang.

Wurzel B hatte eine Gesamtlänge von 176 cm erreicht, wurde gleichfalls dekapitiert, aber an der Stütze belassen. Auch sie hatte bis zum Frühjahr 1930 eine Ersatzwurzel gebildet, die aber sofort wieder die Stütze annahm und wie eine Haftwurzel mit Wurzelhaaren sich an ihr anheftete. Zunächst sei auf die Beschaffenheit der Wurzel A eingegangen, zu der alle Abbildungen in Taf. VI, Fig. 40 gehören.

A war anfangs über 70 cm senkrecht abwärts als Nährwurzel gewachsen und hatte eine Gesamtlänge von 93 cm erreicht, als sie mit der Spitze horizontal an das Bambusstück angelegt wurde. Der Zuwachs um diese Stütze, die sie in zwei vollständigen Schlingen umwand, betrug ca. 70 cm, worauf sie dekapitiert wurde. Der Wurzelstumpf lag mit der letzten Spiralwindung auf dem Boden auf und bildete von Herbst 1929 bis Februar 1930 4 cm über dem Stumpfende eine kräftige Ersatzwurzel E, die in die Erde eindrang, außerdem noch 3 schwächere Seitenwurzeln über dieser Austrittsstelle S_1 , S_2 , S_3 .

Die Ersatzwurzel konnte bis 56 cm weit in den Boden verfolgt werden. Die Spitze, die in den Kiesuntergrund des Gewächshauses eingedrungen war, brach beim Ausgraben ab. An der Abbruchstelle war sie noch 3,5 mm dick.

Durch die Luftwurzel wurden Querschnitte in folgender Entfernung (von der Austrittsstelle gemessen) gemacht: $a = 3$ cm, $b = 67$ cm, $c = 100$ cm, $d = 120$ cm, $e = 140$ cm, $f = 160$ cm (vgl. Figurenerklärung zu Taf. VI, Fig. 40 a–f).

In Taf. VI, Fig. 40 a erwies sich die Wurzel, trotz einiger unverholzt gebliebener Füllzellen (Markeinsprenglinge) als typische Nährwurzel von 15 mm Dicke. 64 cm tiefer (40 b) waren bei 12 mm Durchmesser nur mehr die Gefäße verholzt, die aber in der Mitte fehlten. Bei 100 cm Gesamtlänge setzt bereits in der Mitte schwache Markzellbildung ein, auch ist eine Abrundung des Pleromquerschnitts

eingetreten. Bei Taf. VI, Fig. 40e und f liegt bereits eine typische Haftwurzel vor. 5 cm tiefer tritt die Ersatzwurzel mit fast elliptischem, wenig eingebuchtetem Zentralzylinder aus, in der Lage, wie sie die Kombination Taf. VI, Fig. 40f E_1 darstellt. Sie war auch im Querschnitt elliptisch von 7 respektive 5 mm Achsdurchmesser, rundete sich aber im Boden, den sie nach etwa 10 cm erreicht hatte, weiter ab. An der Austrittsstelle ist sie typische Nährwurzel mit vollkommen verholztem Füllgewebe, wenn auch nur wenige Gefäße die Mitte einnehmen. Das ist auffallend, weil sie aus einer Haftwurzel entsprungen ist. Bei E_2 ist sie bereits ca. 5 cm im Boden gewachsen. Das Füllgewebe ist noch unverholzt. Die Gefäßzahl hat zugenommen. In dem Maße, wie sie weiter im Boden fortwächst, findet eine Reduktion der Stereomscheide statt. Sie ist bei E_3 verschwunden. Die Wurzel wird jetzt von Exodermis und der zu Wurzelhaaren teilweise ausgewachsenen Epidermis umkleidet. Auch hier rundet sich der Zentralzylinder weiter ab. Alle Saugwurzeln, die an dieser Ersatzwurzel sich in größerer Zahl fanden, hatten kreisrunden Pleromquerschnitt. Über der Austrittsstelle der Ersatzwurzel waren, durch die Feuchtigkeit des Erdreichs veranlaßt, 3 schwächere Seitenwurzeln entstanden, die aber alle nicht tief in den Boden eingedrungen waren. Es maßen: S_1 27 mm lang, 2 mm dick; S_2 50 mm lang, 1,5 mm dick; S_3 78 mm lang, 1,5 mm dick. S_1 als stärkste Wurzel hatte eine grüne halbkugelige Spitze mit schwach gelapptem Zentralzylinder. Bei S_2 und S_3 war dieser abgerundeter und die Spitze geschärfter.

Ebenfalls eine Umstimmung von Nährwurzel zu Haftwurzel zeigte die Wurzel B (Taf. VI, Fig. 41).

Die Schnitte wurden geführt

B_1	5 cm	unter Austrittsstelle,	Durchmesser	14 mm
B_2	60 "	"	"	11 "
B_3	85 "	"	"	9 "
B_4	120 "	"	"	7 "
B_5	150 "	"	"	5 "

Die in 176 cm Entfernung dekapitierte Wurzel verjüngte sich immer mehr und wies jedenfalls in 150 cm Entfernung von der Insertionsstelle Haftwurzelcharakter auf. Die 32 cm lange und 3 mm dicke Ersatzwurzel war ihrem physiologischen Verhalten nach Haftwurzel, anatomisch aber Nährwurzel. Es fanden sich jedenfalls statt eines Markes in der Mitte Gefäße. Bei der Mutterwurzel, wie auch der Ersatzwurzel rundete sich der Zentralzylinder mit abnehmendem Querschnitt weiter ab. Es müssen also hier in Luft offenbar die

gleichen Kräfte wirksam gewesen sein, die auch in Erde eine Vereinfachung der Struktur bedingten.

Während die junge Luftwurzel noch einen unverholzten Zentralzylinder besitzt, ist er bei der gefaßten zu einem kompakten Holzzylinder geworden. Die bei der Nährwurzel über den ganzen Querschnitt verteilten Gefäße sind in ein starkwandiges verholztes Füllgewebe eingelagert.

Aber auch die Endodermis, die im Primärzustand (im Sinne KROEMER'S) noch unverholt war, mit Durchlaßzellen vor den Xylemteilen, macht eine durchgreifende Veränderung durch. Die Tertiär-endodermis der gefaßten Luftwurzel weist dicke verholzte und getüpfelte Wände auf. Die Sklerisierung beginnt dabei vor den Leptomplatten, wo auch aus dem mehrschichtigen Perizykel starke verholzte Gurtungen entstehen, während vor den Xylemteilen der Perizykel unverholt und teilungsfähig bleibt, und zwar sowohl im oberirdischen wie unterirdischen Wurzelteil.

Während die oberirdischen Teile (bei Haft- wie Nährwurzeln) eine mächtige Stereomscheide als Panzer tragen, verliert sich diese beim Neuzuwachs in Erde. Erdwurzeln sind nach kurzer Zeit nur mehr bedeckt von der Epidermis (einschichtiges Velamen) die zu Schlauchzellen auswachsen kann. Unter ihr liegt die aus gleichfalls radial gestreckten Zellen gebildete Exodermis, auf die die schwach kollenchymatisch gebaute kleinzellige Außenrinde folgt.

Als Folge des veränderten Stoffwechsels der jetzt autotroph gewordenen, gefaßten Nährwurzel, ist starke Oxalatdrusenbildung in der Rinde anzusehen. Raphiden sind besonders häufig in der Umgebung von Wurzelverzweigungen. Die Wurzelspitze erfährt nach dem Eindringen eine Verschärfung, die Haubenzellen reichen dann höher hinauf. Mit zunehmendem Alter findet eine Vereinfachung der Pleromstruktur statt (Gegensatz zu LIERAU). Jede Luftwurzel weist nach dem Durchbruch bereits „Lappung“ auf. Mit dem Erreichen des Bodens, weitergehender Verzweigung, wodurch die Wurzel auch schwächer im Querschnitt wird, rundet sich der Zentralzylinder weiter ab.

Syngonium podophyllum SCHOTT. Diese nach ihren fußförmigen Blättern genannte kletternde Liane nimmt im Münchener Garten eine halbe Gewächshauswand ein und heftet sich mit ihren an den Stengelknoten kranzförmig entspringenden, negativ heliotropischen und gegen Berührungszweige empfindlichen ageotropen Haftwurzeln an der Mauer und am Drahtgitter fest, um erst in größerer Höhe zur Blütenbildung zu schreiten. Sie ist ein Pseudo-

Epiphyt im Sinne WENT's (a. a. O., S. 44) und werden die aufstrebenden Stengel immer dicker, durch je mehr Nährwurzeln sie mit dem Boden in Verbindung treten. Neben den Haftwurzeln, die in Luft unverzweigt bleiben und selten eine Länge von über 20 cm erreichen, entspringen aus den Stengelknoten in der Vertikalen bandartig¹⁾ verbreiterte, geotropisch nach unten strebende Nährwurzeln, meist nur in Einzahl aus der Mediane unterhalb des Achselsprosses. An solchen Nährwurzeln waren die früheren Untersuchungen ausgeführt worden. Sie bleiben bis zum Erreichen des Erdreiches, also auf eine Strecke von 1—3 m Länge gewöhnlich unverzweigt. Ersatzwurzeln treten nur nach Verletzen der Spitze auf. Sie stehen aber den Erdwurzeln insofern näher, als Luftfeuchtigkeit und das Hinwachsen an einer nassen Mauer bei ihnen bereits die Bildung von kurzen Seitenwurzeln an den Flanken hervorruft, die sich wie Haftwurzeln dicht der Mauer anlegen und mit Wurzelhaaren dort befestigen. Auch Wurzelhaare bildet die Nährwurzel regelmäßig in feuchter Gewächshaushaft. Sie traten vorwiegend auf den bandartig verbreiterten Seiten auf als längere weiße Bürsten. Erreichte die Nährwurzel den Boden, dann bildeten sich Wurzelhaare und Seitenwurzeln auch allseitig.

Die Epidermiszellen wachsen dabei zu langen Schläuchen aus. Es bildet sich aber kein typisches Velamen mit Poren und Verdickungsleisten aus. Einen Grund, mit LIERAU von einem einzelligen Velamen zu sprechen, kann man daher nur aus Analogiegründen gelten lassen.

Diese oben erwähnte Fähigkeit, in feuchter Luft Seitenwurzeln zu bilden, hängt wohl mit dem Mangel eines festen und undurchdringlichen Wurzelpanzers zusammen, wie er die Luftwurzeln von *Phil. Selloum* umgibt. Nachdem die Epidermis nur kurzlebig ist, wird diese durch die darunterliegende einschichtige verdickte und verholzte Exodermis ersetzt, die aber immer nur einen schwachen Abschluß nach außen bildet. Bei älteren „gefaßten“ Nährwurzeln wurde sie auch 2—3schichtig angetroffen. Darunter bildet sich ein nur schwaches Periderm.

Die von vornherein stark abgeplattete Nährwurzel ist grün und besitzt eine ebenfalls flache, mehrere Zentimeter lange, schleimige Spitze. Diese verschleimten, langgestreckten Haubenzellen besitzen ein ziemlich großes Wasserbindevermögen und schützen so die Spitze

¹⁾ Solche dosiventralen Wurzeln besitzen auch andere *Syngonium*-Arten (WENT, a. a. O.) wie auch *Pothos celatocaulis* N. E. BROWN.

vor dem Austrocknen. Der Schleim ist schwach sauer. Wenige Zentimeter über der Spitze treffen wir dann die Epidermiszellen auf den Flanken zu Wurzelhaaren ausgewachsen an, mit denen sich die negativ heliotropen Nährwurzeln auch dem Substrat, an dem sie herabwachsen, anheften können. Im oberen Teil sind diese vertrocknet (Taf. VI, Fig. 42 a).

Bei einem Querschnitt durch die Nährwurzel (Taf. VI, Fig. 42 a u. b) (auch die Haftwurzeln sind, wenn auch meist in geringerem Grade, abgeplattet) erweist sich nicht nur die chlorophyllhaltige Rinde abgeflacht, sondern auch der Zentralzylinder (vgl. GOEBEL, a. a. O., I, S. 415, Fig. 452, WENT, a. a. O., S. 33, LIERAU, a. a. O., S. 32). Auch wies GOEBEL auf die auffallende Tatsache zuerst hin, daß die Gefäßteile gegen die Schmalseiten hin schief gerichtet sind, welche Bauverhältnisse an sonst radiären Wurzeln z. B. *Vicia Faba* durch seitlichen Druck von ihm künstlich herbeigeführt werden konnten.

Anhaltspunkte dafür, daß bei *Syngonium* solche Druck- oder Zugverhältnisse gleichfalls herrschen, liegen nicht vor. (Auch sollen die Nährwurzeln von *Syngonium auritum* nach WENT (a. a. O., S. 35) fast gar nicht abgeplattet sein.) Bei den Haftwurzeln, die Hemmungsbildungen sind, tritt die Abplattung manchmal schwächer auf. Auch wird weiter unten zu zeigen sein, daß Querschnittsänderungen an Haftwurzeln aus nicht zurzeit ersichtlichen Gründen auftreten können.

Ein Querschnitt durch ein Sproßinternodium zeigt eine Rindenpartie mit kleineren Gefäßbündeln abgegrenzt gegen eine Zentralpartie mit größeren dunkleren Bündeln, an deren Peripherie Bündel mit stärkeren Sklerenchymbelegen sich finden.

Über der Mediane eines Blattknotens besitzt der Stengel eine keilförmig nach oben verschmälerte Einbuchtung, an deren Grunde sich die Achselknospe befindet. Die Blattscheide umfaßt den Stengel vollständig und durchbrechen die Luftwurzeln, von denen sich die mediane Nährwurzel durch ihre Größe und schnelleres Wachstum von den seitlich inserierten schwächeren Haftwurzeln unterscheidet, bereits an sehr jungen Stengelknoten schon die Rinde, deren Blätter noch unentfaltet sind (vgl. den späteren Stecklingsversuch).

Die Nährwurzel entspringt der Mediane der Peribasis etwa 5 mm unter dem Achsel sproß. Die lange Achse des elliptischen Wurzelquerschnittes steht vertikal. Während die Nährwurzel ihre ausgeprägte Bilateralität beibehält, ja mit zunehmendem Alter bisweilen noch verstärkt, runden sich die an der Insertionsstelle eben-

falls aber schwächer verbänderten Haftwurzeln, zumal wenn sie frei und ohne Anklammerung an eine Stütze wachsen, etwas ab. Es scheint der Dimorphismus der schneller verholzenden, mit engeren Gefäßen ausgestatteten Haftwurzeln (sie enthalten auch weniger Milchsaftschläuche) ein zufällig durch Insertion an der Sproßachse gegebener zu sein, wie auch Übergänge zwischen Haft- und Nährwurzeln dies wahrscheinlich machen.

In der Blütenregion, wo die aus 5–10 Blüten starken Infloreszenzen das Sympodium abschließen, erfolgt die weitere Verzweigung durch die Axillatriebe. An solchen Knoten waren die Nährwurzeln immer ausgefallen oder kurz geblieben und dann in Haftwurzeln umgewandelt. Es besteht also auch hier eine Korrelation zwischen Achsel sproß und Nährwurzel. Die Achselknospen an den unteren Sproßknoten dienen nur als Organreserven und hier entwickelten sich auch die breitesten Nährwurzeln.

Alle diese Adventivwurzeln entspringen der erwähnten Zone zwischen Zentralteil und Rinde. Die Anschlußbündel der Nährwurzel greifen wie die Wurzeln eines flachwurzelnden Baumes weit nach den Seiten aus und legten sich an alle peripheren amphivasalen Bündel der Rinde an. Auf den medianen Längsschnitten sieht man auch deutlich Verbindungsstränge zwischen den Bündeln der Nährwurzel und der Achselknospe. Die Bündel der Rinde, die nicht mit denen der Nährwurzel verschmelzen, waren entweder unverholzt oder zeigten nur periphere Bastgruppen. Stamm und Wurzelrinde enthielten viel Stärke.

Da die Nährwurzel früh angelegt wird und vor den schwächer abgeplatteten Haftwurzeln zum Durchbruch kommt, wären Zugverhältnisse, die die verbänderte Form des Wurzelvegetationspunktes bedingten, nicht ausgeschlossen.

Es war naheliegend, daran zu denken, daß die Dorsiventralität dieser Wurzeln vielleicht wie bei den von JANCZEWSKI und GOEBEL (a. a. O., I, S. 413) beschriebenen Orchideenwurzeln durch das Licht bedingt sein könnte, und daß bei Verdunkelung, wie sie beim Erdwachstum auch eintritt, sie rückgängig gemacht werden könnte. Einleitungsversuche in Erde, die 1927 durchgeführt wurden, ergaben aber, daß die Abflachung nicht verschwunden war (s. GOEBEL, a. a. O., S. 415). Die Nährwurzeln waren ca. 6 Wochen im Boden gewesen. Es war nur eine geringfügige Abrundung eingetreten. Da die Möglichkeit bestand, daß auch hier die Einwirkungszeit eine zu kurze noch war, wurden am 4. I. 1929 10 Stecklinge von Seitentrieben gemacht. Da die Adventivwurzeln bereits an sehr jungen Knoten angelegt werden,

war die Wahrscheinlichkeit einer tiefergehenden Beeinflussung vorhanden.

Schon die im März untersuchten ersten in Erde weitergewachsenen Nährwurzeln zeigten äußerlich keine Abplattung mehr. Die Untersuchung ergab aber auch hier noch einen elliptischen Zentralzylinderquerschnitt. Im Gegensatz zu den typischen Luftwurzeln war aber eine Abrundung unverkennbar.

Die Wurzeln der weiteren Stecklinge wurden erst im Laufe des Winters untersucht und ergaben eine fast vollständige Abrundung, so daß auch hier nach monatelanger Einwirkung die Umänderung der dorsiventralen Wurzel in eine radiäre als vollzogen betrachtet werden kann. Auch die Seitenwurzeln hatten einen runden Zentralzylinder.

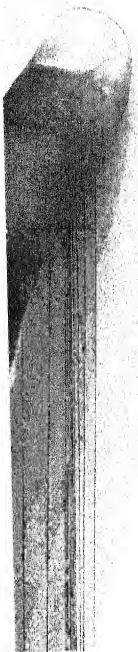
Bei den in Erde gewachsenen Nährwurzeln hatten sich die älteren Parenchymzellen der Innenrinde zu langen radialen Schläuchen gestreckt. Große radiale Interzellularräume waren so entstanden.

Bei „gefaßten“ Nährwurzeln kommt es auch im oberirdischen Teil zur vollständigen Verholzung des Füllgewebes des Zentralzylinders, wobei isolierte, zentralwärts gelegene sekundäre Phloemstränge entstehen. Die zunächst einschichtige Endodermis (wie auch Exodermis) wird stellenweise zwei- und dreischichtig und verholzt.

Den typischen Bau einer Nährwurzel geben die Taf. VI, Fig. 42 a u. b in verschiedener Entfernung von der Austrittsstelle wieder.

Taf. VI, Fig. 42 a zeigt die 110 cm lange ungefaßte Nährwurzel 1 cm unter der Austrittsstelle. Die 30 primären Gefäßstränge sind durch Füllgewebe und das im Zentrum noch nicht verholzte Metaxylem zu etwa 12 größeren Gruppen zusammengetreten, die durch die weit nach innen vorspringenden sekundären Leptomplatten (später kommt es zur Abtrennung solcher) geschieden werden. Etwa ebenso viele kürzere primäre Leptomplatten liegen vor den divergierenden Schenkeln der Metaxylemplatten. Die Abplattung des Zentralzylinders ist ziemlich bedeutend (wurde aber bei Nährwurzeln und auch Haftwurzeln bisweilen noch weit stärker angetroffen).

Die Endodermis (E) ist mit Ausnahme der Durchlaßzellen schon verholzt, aber noch einschichtig. Die radialen Parenchymzellreihen der inneren Rinde zeigen eine sehr große Regelmäßigkeit der Anordnung, entsprechend sehr regelmäßig erfolgten periklinen Teilungen aus einer Zellreihe. In der Außenrinde sind die Sekretbehälter, die ähnlichen Bau aufweisen wie von *Philodendron Selloum*, in der Fig. nicht wiedergegeben. Auf die etwas kollenchymatischen äußersten



Rindenschichten, in denen sich unter der Exodermis nur ein schwaches Periderm entwickelt, folgt als Abschluß nach außen die hier einschichtige (an älteren „gefaßten“ oberirdischen Wurzeln 2—3 schichtige) verholzte und verkorkte Exodermis. Bei dieser Wurzel waren noch Reste der vertrockneten Wurzelhaare (H) vorhanden („Vellamenrest“).

50 cm tiefer (Taf. VI, Fig. 42b) zeigte die Wurzel noch dieselbe starke Abflachung, Metaxylem und Füllgewebe waren noch unverholzt. Die Schräglage der Gefäßteile nach den Schmalseiten ist gut erkennbar.

Bis hierher wies diese Wurzel nichts Auffälliges auf. Von etwa 80 cm Länge rundete sich, obwohl sie in der Luft noch wuchs, der Wurzelkörper ohne derzeit erkennbare Gründe zylindrisch ab, und hatte 10 cm über der Spitze in 100 cm Entfernung von der Austrittsstelle (Taf. VI, Fig. 42c) ein rundes Querschnittsbild angenommen, wie die lange Zeit in Erde gewachsenen Wurzeln. Nur der Merkwürdigkeit halber, und um die auch hier auftretende Variationsbreite zu zeigen, die auch hier zur Vorsicht mahnt, wurde dieses Beispiel, das allerdings als Ausnahme zu gelten hat, gewählt.

Zusammenfassung.

Das Wachstum der Luftwurzeln (Nährwurzeln) der untersuchten Arten zeichnete sich in der Luftphase durch besondere Größe des täglichen Zuwachses wie auch der wachsenden Region aus. Nachdem die Wurzel den Erdboden erreicht hat, findet eine Verkürzung des Wachstums statt. Dabei stand die Länge der wachsenden Region einmal in Beziehung zur Gesamtlänge und Kräftigkeit der Wurzel wie auch zum Tageszuwachs.

Eine durchgreifende Änderung des Wachstums zwischen Tag und Nacht konnte bei *Vitis*- und *Luffa*-Wurzeln nicht festgestellt werden. Temperatur und Luftfeuchtigkeit scheinen von Außeneinflüssen wirksam auf dieses zu sein. Hemmung des Wachstums durch Eingipsen oder Entfernung der Spitze bringt das Wachstum allmählich zum Ausklingen unter entsprechender Verkürzung der wachsenden Region. Geringfügige Verletzung der Spitze sowie Längsspaltung des Wurzelvegetationspunktes führte in den meisten Fällen zur Regeneration.

Zur Schwerkraft verhielten sich die untersuchten Nährwurzeln verschieden, selbst innerhalb einer Familie. So erwiesen sich die Luftwurzeln von *Cissus quadrangularis* L. als stark geotropisch und krümmten sich aus Horizontallage auch bei Lichtabschluß nach kurzer Zeit senkrecht abwärts, wogegen die ähnlich gebauten Luftwurzeln von *Cissus velutinus*, *Vitis repens* und *pterophora* sich nicht oder doch nur sehr schwach geotropisch erwiesen. *Luffa*-Wurzeln waren gleichfalls ageotropisch. In Erde eingeleitet bildete sich Geotropismus aus. Die Wuchsrichtung aller untersuchten Luftwurzeln wich aber von der Vertikalen der typischen Erdwurzel ab. Sie wuchsen alle unter mehr oder weniger schrägem Winkel (von 30—60°) abwärts. Dabei ist nicht zu vergessen, daß es sich bei diesen Adventivwurzeln um stammbürtige Seitenwurzeln handelt, die auch bei Erdwurzeln nicht orthotrop, sondern plagiotrop sind und bei denen der Geotropismus korrelativ eine Schwächung erfahren hat.

Auch die in Erde und Wasser entstandenen weiteren Seitenwurzeln dieser Nährwurzeln zeigten kein ausgesprochen geotropisches Verhalten. Typische Haftwurzeln erwiesen sich gleichfalls als ageotrop. Haptotropismus und Hydrotropismus sowie negativer Heliotropismus sind keineswegs auf die Haftwurzeln beschränkt, sondern in verschiedenem Grade auch Nährwurzeln (z. B. bei Araceen) eigen.

Bis zum Erreichen des Bodens (Luftphase) ist die Verzweigung bei intakten Spitzen unterdrückt. Den Erdwurzeln am nächsten dürften die Nährwurzeln von *Syngonium podophyllum* und auch von *Luffa* stehen. Bei ersteren tritt in feuchter Luft an nassen Wänden leichter Seitenwurzelbildung auf, bei letzterer wurden embryonale Zellhaufen im Perikambium als latente Seitenwurzelanlagen auch bei intakten Spitzen beobachtet. Ihre Weiterentwicklung war aber durch das rasche Wachstum der Luftwurzel gehemmt.

Die Fähigkeit, Ersatzwurzeln zu bilden, war allen untersuchten Nährwurzeln gemeinsam (vgl. auch GOEBEL, a. a. O., I, S. 169). Junge dekapitierte Haftwurzeln können sich ebenfalls noch verzweigen; doch hängt bei allen Luftwurzeln diese Regenerationsfähigkeit vom Grad der fortgeschrittenen Ausbildung ab. Bei *Vitis*-Arten und *Luffa* wurde diese Grenze durch Versuche festzustellen versucht.

Auch isolierte Wurzelspitzen vermochten noch tagelang unter allmählicher Verringerung des Wachstums weiterzuwachsen.

Eindringen der Spitzen in den Boden erfolgte in den untersuchten Fällen im wesentlichen, wie es GOEBEL für *Monstera deliciosa* (a. a. O., S. 1260) beschrieb. Von diesem Zeitpunkt an werden in der Wurzel durchgreifende Änderungen in anatomischer wie physiologischer Beziehung eingeleitet. Die Spitze schärft sich zu, verliert Chlorophyll und Anthozyan, das Wachstum verringert sich unter gleichzeitiger apikaler Verkürzung der wachsenden Region. Die bisher unverzweigte Wurzel entsendet Seitenwurzeln in den Boden.

Mechanische Hemmung des Wachstums durch Eingipsen wirkte wie Dekapitieren. Auch Einleiten in Wasser bewirkte in allen Fällen Wachstumshemmung.

Traten an so behandelten Wurzeln Seitenwurzeln oder Ersatzwurzeln auf, so bewirkten sie korrelativ eine Hemmung der Mutterwurzel. Der ausgewachsene Teil, ebenso der durch Callus abgeschlossene Stumpf dekapitierter Wurzeln vermochte auch bei Ent-

fernung der Seitenwurzeln nachträglich das Wachstum nicht wieder aufzunehmen.

Die Ersatzwurzeln, deren Entstehungsort auch von der Schwerkraft beeinflussbar war, verhielten sich wie intakte Luftwurzeln. Die Veränderungen, die am Wurzelstumpf nach Dekapitierung eintraten (Dickenwachstum, Sklerisierung), waren im wesentlichen die gleichen, die dort Platz griffen, wenn die Luftwurzel den Boden erreicht und sich dort verankert hatte.

Während des Luftlebens vermochten die Luftwurzeln der Ampelideen, von *Luffa* und Araceen mit starker Stereomscheide keine Stoffe von außen aufzunehmen. Velamenwurzeln der Araceen mit wenig verdickter Exodermis sowie die Orchideenwurzeln machen darin eine Ausnahme. Es gibt radiäre und dorsiventrale Luftwurzeln. Es besteht eine Tendenz zu radiärer Bauweise der Wurzel bei längerem Wachstum in Erde.

Die Veränderungen, die die Wurzeln im einzelnen nach Erreichen des Bodens erfahren, wollen im anatomischen Teil dieser Untersuchungen eingesehen werden.

Literaturübersicht.

- BLAAUW, A. H.: Das Wachstum der Luftwurzeln einer *Cissus*-Art. Ann. jard. Buitenz. Bd. 26, 1912.
- DE BARY, A.: Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane der Phanerogamen und Farne. Leipzig 1877.
- COGNIAUX u. HARMS: Cucurbitaceae in: ENGLER, Das Pflanzenreich. Heft 88. Leipzig 1924.
- FREIDENFELT: Der anatomische Bau der Wurzel in seinem Zusammenhange mit dem Wassergehalt des Bodens. I. Flora Bd. 91, 1902; II. Bibl. bot. Heft 61.
- GAULHOFER, K.: Über den Geotropismus der Aroideenluftwurzeln. Sitz-Ber. Akad. Wiss. Wien, math.-naturw. Kl. Bd. 116, 1907, S. 1669.
- GOEBEL, K.: I. Einleitung in die experimentelle Morphologie der Pflanzen. Leipzig u. Marburg 1908.
- : II. Organographie der Pflanzen. 3. Aufl. 1. Teil. Jena 1923.
- : III. Organographie der Pflanzen. 2. Aufl. 3. Teil. Jena 1923.
- HABERLANDT: I. Zur Statolithentheorie des Geotropismus. Jahrb. wiss. Bot. Bd. 38, 1903.
- : II. Bemerkungen zur Statolithentheorie. Ebenda Bd. 42, 1905.
- HANSTEEN: Über das Verhalten der Kulturpflanzen zu den Bodensalzen I u. II. Jahrb. wiss. Bot. Bd. 47, 1910, S. 289 und Bd. 53, 1914, S. 536.
- HARTSEMA, A.: Untersuchungen über die Luftwurzeln von einigen *Jussiaea*-Arten. Flora Bd. 122, 1927.
- HILGERS, G.: Über das Auftreten der Krystalle von oxalsaurem Kalk im Parenchym einiger Monocotylen. Jahrb. wiss. Bot. Bd. 6, 1867.
- JOST, L.: Ein Beitrag zur Kenntnis der Athmungsorgane der Pflanzen. Bot. Zeitg. 45. Jahrg., 1887.
- KELLER: Anatomische Studien über die Luftwurzeln einiger Dikotylen. Diss. Heidelberg 1889.
- KISSER: Über das Verhalten von Wurzeln in feuchter Luft. Jahrb. wiss. Bot. Bd. 64, 1925.
- KROEMER: Wurzelhaut, Hypodermis und Endodermis der Angiospermenwurzel. Bibl. botan. Bd. 12, Heft 59, 1903.
- KÜSTER, E.: Pathologische Pflanzenanatomie. 3. Aufl. Jena 1925.
- LEITGEB: Die Luftwurzeln der Orchideen. Denkschr. d. K. Akad. Wiss. Wien, math.-naturw. Kl. Bd. 24, 1865.
- LIERAU: Über die Luftwurzeln der Araceen. Engl. Jahrb. IX, 1887.
- LINSBAUER, K.: Über Wachstum und Geotropismus der Aroideenluftwurzeln. Flora Bd. 97, 1907.
- MEINECKE: Beiträge zur Anatomie der Luftwurzeln der Orchideen. Flora Bd. 78, 1894.
- MEYER, A.: Morphologische und physiologische Analyse der Zelle der Pflanzen und Tiere. Jena 1920.
- MOEBIUS: Die mechanischen Scheiden der Sekretbehälter. Jahrb. wiss. Bot. Bd. 16, 1885, S. 279 ff.

- NÉMEC, B.: Über die Wahrnehmung des Schwerkraftreizes bei den Pflanzen. Jahrb. wiss. Bot. Bd. 36, 1901.
- OLIVIER, L.: Recherches sur l'appareil tégumentaire des racines. Ann. sc. nat. Sér. 6, Tome 11, 1881.
- OUDEMANS: Über den Sitz der Oberhaut bei den Luftwurzeln der Orchideen. Verh. Kon. Akad. VAN WITENSCHAPPEN 1861.
- PERSEKE: Über die Formveränderungen der Wurzel in Erde und Wasser. Diss. Leipzig 1877.
- PORSCH, O.: Die Anatomie der Nähr- und Haftwurzeln von *Philodendron Sellowii* KOCH. Denkschr. Wien. Akad. Bd. 79, S. 390. Wien 1911.
- RASCH: Über den anatomischen Bau der Wurzelspitze einiger Glumifloren und ihre Beziehungen zur Beschaffenheit des Bodens. HABERLANDT's Beitr. z. allgem. Botan. I 1918.
- RICHTER, A.: Physiologisch-anatomische Untersuchungen über Luftwurzeln mit besonderer Berücksichtigung der Wurzelhaube. Bibl. botan. Bd. 10, Heft 54, 1901.
- SACHS: Über das Wachstum der Haupt- und Nebenwurzeln. Arb. d. bot. Instituts Würzburg I 1874.
- SCHENK, H.: I. Über das Aerenchym, ein dem Kork homologes Gewebe bei Sumpfpflanzen. Jahrb. wiss. Bot. Bd. 20, 1889.
- : II. Beiträge zur Anatomie der Lianen. Bot. Mitteil. a. d. Tropen. Jena 1892.
- SCHIMPER: I. Über Bau und Lebensweise der Epiphyten Westindiens. Bot. Centralbl. Bd. 17, 1884.
- : II. Die epiphyt. Vegetation Amerikas. Jena 1888.
- : III. Pflanzengeographie auf physiologischer Grundlage. Jena 1898.
- SCHWARTZ, F.: Die Wurzelhaare der Pflanzen. Unters. Bot. Inst. Tübingen Bd. 1, 1885.
- STAHL, E.: Entwicklungsgeschichte und Anatomie der Lentizellen. Bot. Zeitg. 1873.
- STALFELT: Die Beeinflussung unterirdisch wachsender Organe durch den mechanischen Widerstand des Bodens. Arkiv för Botanik Bd. 16, Stockholm 1920 und Bot. Centralbl. I, 1922, S. 79.
- VAN TIEGHEM: Recherches sur la structure des Aroidées. Ann. sc. nat. Sér. 5, Tome 6, 1866.
- TISCHLER: Über das Vorkommen von Statolithen bei wenig oder gar nicht geotropen Wurzeln. Flora Bd. 94, 1905.
- WENT, F. C.: Über Haft- und Nährwurzeln bei Kletterpflanzen und Epiphyten. Ann. jard. Buitenz. Bd. 12, 1894 und Bot. Centralbl. Bd. 59, 1894, S. 366.
- WOLF, E.: Aschen-Analysen. Berlin 1871.

Figurenerklärung zu den Tafeln.

Vitis pterophora BAK.

Tafel I.

Fig. 1 A. Längsschnitt durch normale Luftwurzel. Fig. 1 B. Längsschnitt durch in Erde eingeleitete Luftwurzel.

Bei —x obere Grenze der Haubenzellen. Diese erstrecken sich bei A bis ca. 2 mm, bei B bis ca. 5 mm hinauf. Vergr. 1:5.

Fig. 2. Medianer Längsschnitt durch Luftwurzel (1:25). Pl = Plerom, Pe = Periblem, E = Epidermis (Epiblem), Ra = Raphidenschläuche, Wt = tote Wurzelhaube. In Schraffur = stärkeführende „Columella“, in Fig. 3 stärker (1:80) vergrößert.

Fig. 4 A. Längsschnitt durch Wurzelspitze. Fig. 4 B. Oberes Ende der Haubenschicht. E = Epidermis (Dermatogen), H = Haubenzellen mit fortschreitender Degeneration (1—2 Haubenzellen mit Vakuolen, Kerne im Absterben, Nukleolen undeutlich; 3 in Hämatoxylin gleichförmig tingierte Zellen, ihre Kerne punktförmig; 4 und 5 sich abstoßende Zellen (1:80).

Fig. 5. Epidermis der Luftwurzel in verschiedener Höhe: A 2 cm, B 20 cm, C 30 cm über der Spitze (1:150).

Fig. 6. Entstehung der Raphidenschläuche in fortschreitenden Stadien A—C. i = Innenseite (Pleromseite), a = Außenseite der Wurzel.

Tafel II.

Fig. 7. Querschnitt etwa 0,5 mm über der Spitze. Epidermis mit eingezeichneten Kernen. W = Zellen der Wurzelhaube.

Fig. 8. Tetrarche Luftwurzel im Querschnitt ca. 6 cm über der Spitze (1:20).

Fig. 9. Stärker vergrößerte in Fig. 8 schraffierte Partie (1:80). E = Endodermis; mehrschichtiger Perizykel über den primären Gefäßteilen.

Fig. 10. „Gefäste“ Luftwurzel 1 Tag nach dem Eindringen in Erde mit seitlich abgestreifter Haube H.

Fig. 11. Ältere gefäste Luftwurzel. Querschnitt ca. 1 mm über der Spitze (1:20). E = Endodermis, M = Mark, R = Raphidenschläuche.

Fig. 12. Teilausschnitt stärker vergrößert (1:80). Ep = Epidermis, H = Haubenzellen verquollen. x = Raphidenschläuche, En = Endodermis, P = mehrschichtiger Perizykel (Kerne eingezeichnet) (1:80).

Fig. 13. Querschnitt durch gefäste Luftwurzel (pentarch), 6 cm hinter der Spitze. En = Endodermis, E = Epidermis mit Wurzelhaaren; vR = 2—3 Lagen verkorkter Rindenzellen (1:10).

Fig. 14. Durch Schraffur in Fig. 1 B umrissene Partie statolithenführender Zellen der Columella einer gefästen Luftwurzel (1:80).

Fig. 15. Längsschnitt durch gefäste Luftwurzel 5 mm über der Spitze. R = Rindenzellen mit reihenweise gestellten Tüpfeln auf den Radialwänden (1:150).

Fig. 16. Längsschnitt durch den oberirdischen Teil einer alten gefaßten Luftwurzel. O = Kristallkammerfasern, R = stärkeführende Rindenzellen, S = Siebröhren, G = Geleitzellen (1:20).

Fig. 17. Freiliegende Schleimzellen mit Raphiden aus einer gefaßten ca. 6 mm dicken Luftwurzel (oberirdischer Teil) (1:200).

Vitis repens WIGHT et ARN.

(*Cissus repens* LAM.)

Tafel III.

Fig. 18. Lentizellenartige Rindenwucherungen an einer bogenförmig in Wasser 14 Tage eingetauchten Luftwurzel. Die zahlreich im Wasser gebildeten Seitenwurzeln waren normal.

Fig. 19. Linker Teil von Fig. 18 stärker vergrößert (etwa natürliche Größe).

Fig. 20. Querschnitt der normalen Luftwurzel. A = anthozyanführende Epidermis und angrenzende Rindenzelllage, KW = Korkwarze, E = Endodermis, C = Kambium, S = Siebteile. In Schraffur verholzte Gefäßteile (1:20).

Fig. 21. Querschnitt der dekapitierten Luftwurzel 10 cm über Stumpfende. K = Kork, R = Raphidenschläuche, E = Endodermis, S = Siebteil, prG = primärer Gefäßteil, SG = sekundär durch das Kambium C gebildete Gefäße (1:80).

Fig. 22. Querschnitt durch die Wasserwurzel (Fig. 18) im untergetauchten Teil. Die verkorkten und gebräunten Zellen sind schwarz eingetragen; von der Endodermis E nur diese gezeichnet. L = lentizellenartige Wucherungen, vR = verkorkte Rinde, R = Raphidenschläuche, C = Kambium, S = Siebteile, M = Mark, Ms = prim. Markstrahlen, PG = prim. Gefäßgruppen, davor vom Kambium gebildete sek. Markstrahlen, SG = sek. Gefäße; die verholzten Teile G des Zentralzylinders schraffiert (1:20).

Fig. 23. Teil einer Rindenwucherung. K = kollabierte Korkzellen, die nicht weiter ausgewachsen sind. R = Rinde (1:20).

Cissus velutinus LINDEN.

Fig. 24. Normale Luftwurzel von 177 cm Länge. 5 cm unter Insertionsstelle, Querschnitt. E = Endodermis, Sc = einzelne Sklerenchymzellen vor den Siebteilen, H = verholzte Rindenzellen (1:80).

Fig. 25. Teilquerschnitt durch junge triarche Seitenwurzel 2. Ordnung (1:80). R = Rinde, E = Endodermis, G = prim. Gefäßteil, P = Perizykel (mehrschichtig vor den Gefäßteilen, einschichtig und großzellig vor den Siebteilen).

Cissus quadrangularis L.

Tafel IV.

Fig. 26. Querschnitt einer gefaßten Luftwurzel, die bereits längere Zeit im Boden verankert war, 20 cm über dem Boden (1:15). R = kollabierende Rinde, sR = sklerisierte Rindenzellen, E = verholzte Endodermis und äußerste in Teilung eingetretene Perizykelreihe, P = mehrschichtiger Perizykel, C = Kambium, pMs = prim. Markstrahl, sMs = sek. Markstrahl, S = Siebteile.

Fig. 27. Querschnitt durch dekapitierte Luftwurzel 3 cm über Stumpfende. P = mehrschichtiger Perizykel vor einem prim. Gefäßteil, E = Endodermis (1:150).

Fig. 28. Tangentialschnitt durch die Rinde im oberen Teil einer gefaßten Luftwurzel. Sklerisierte Rindenzellen, die untere (F) von Flaschenkopfform (1:80).

Fig. 29. Sek. Dickenwachstum einer gefaßten alten Luftwurzel. Querschnitt 20 cm über dem Boden. K = äußerer Korkmantel (aus Perizykelzellen hervorgegangen), R = sek. Rinde und Perizykel, O = Kristallkammerfasern von Oxalatdrusen als Begleiter der Siebteile, C = Kambium, cM = zentr. Mark, pM, sM, tM = prim., sek., tert. Markstrahlen (1:7).

Fig. 30. Gefaßte Luftwurzel 50 cm über dem Boden. KR = kollabierte Rinde, SR = sklerisierte Rindenzellen, E = Endodermis, vP = Korkzellen und Korkkambium der äußersten Perizykelschicht, P = nicht in Teilung eintretende Perizykellagen (1:80).

Fig. 31. Querschnitt der Speicherwurzel (2:1). K = Korkmantel, M = zentr. Mark.

Fig. 32. Kambiale Partie von Fig. 31 vor einem schwachen sek. Holzteil G. M = stärkeführende Markzellen, S = Siebteil (1:100).

Fig. 33. Im Abbau begriffene Stärke aus der Speicherwurzel.

Luffa cylindrica ROEM.

Tafel V.

Fig. 34. Rindenpartie einer in Erde eingeleiteteten Luftwurzel. I = Interzellularen (1:85).

Fig. 35. Querschnitt einer längere Zeit in 0,04 Mol Kalziumnitrat gewachsenen Luftwurzel. Wurzelkörper durch hyperhydriche Rindenwucherungen gesprengt. aR = äußere Rindenzellen, hR = hyperhydriche Rinde, E = Endodermis, V₁ = primäre Gefäßgruppen, V₂ = Metaxylem. Kambium und die unter den schraffierten Sklerenchymbelegen liegenden Siebteile nicht eingezeichnet (1:20).

Philodendron Selloum KOCH.

Fig. 36 a. „Ungefaßte“ Nährwurzel. Pl = Plerom, Pe = Periblem, Co = Columella (Wuchsrichtung der Zellzüge), I = Initialenglocke, H = Haubenzellen, Ra = Raphidenzellen, Hg = Harzgänge in der Rinde, E = Epidermis.

Fig. 36 b. Spitze einer 22 cm langen im Boden gewachsenen Ersatzwurzel.

Fig. 36 c. Seitenwurzel derselben.

Fig. 37. Querschnitt durch den Zentralzylinder einer „ungefaßten“ Nährwurzel. a 18 mm, b 20 cm, c 50 cm, d 80 cm hinter der Spitze.

Fig. 38. Zentralzylinder einer „gefaßten“ Luftwurzel, die 3 Seitenwurzeln (S₁, S₂, S₃) gebildet hatte. a 10 cm unter Austrittsstelle; b 60 cm unter Austrittsstelle; c 85 cm unter Austrittsstelle, 2 cm vor der 1. Seitenwurzel S₁; d 90 cm unter Austrittsstelle; e 105 cm unter Austrittsstelle, f 125 cm unter Austrittsstelle; g 130 cm unter Austrittsstelle, über der Insertion der 3. Seitenwurzel S₃.

S₁ 1. Seitenwurzel: α 1 cm unter Austrittsstelle 5,5 mm dick,
 β 20 cm tiefer als α , Durchmesser 4,5 mm,
 γ 20 cm tiefer als β , Durchmesser 2 mm;

S₂ 2. Seitenwurzel: α' 1 cm unter Austrittsstelle, Durchmesser 6,5 mm,
 β' 20 cm tiefer als α' , Durchmesser 5,5 mm,
 γ' 10 cm tiefer als β' , Durchmesser 5 mm,
 δ' 15 cm tiefer als γ' , Durchmesser 4 mm;

S₃ 3. Seitenwurzel.

Fig. 39. Im Wasser eingeleitete Nährwurzel. a über dem Wasserspiegel, Durchm. 9 mm; b 50 cm tiefer wie a untergetaucht, Durchm. 7 mm; c 18 cm tiefer wie b, Durchm. 6 mm; d 5 mm über dem Wurzelende, Durchm. 5,5 mm (alles 1:5).

Tafel VI.

Fig. 40. Experimentelle Umwandlung von Nährwurzeln. Wurzel A.

a Nährwurzel von 15 mm Durchm. 3 cm unter Austrittsstelle; im Füllgewebe unverholzte Markeinsprenglinge (schraffiert).

b Dieselbe 67 cm unter Austrittsstelle. Durchm. 12 mm. Nur Gefäße verholzt, Füllgewebe unverholzt, Mitte gefäßfrei.

c Dieselbe 100 cm unter Austrittsstelle. Durchm. 8 mm. Weitere Abrundung, in der Mitte Markzellbildung.

d Dieselbe 120 cm unter Austrittsstelle. Weiterer Übergang zur Haftwurzel.

e Dieselbe 140 cm unter Austrittsstelle, typische Haftwurzel. M = zentrales unverholztes Mark.

f Dieselbe 160 cm unter Austrittsstelle, 10 cm vor Stumpfende und 5 cm vor Austrittsstelle der Ersatzwurzel E. Durchm. 6 mm.

E₁ Ersatzwurzel von 54 cm Länge, 1 cm unter Austrittsstelle. Wurzel tritt 10 cm tiefer in den Boden ein. Typische Nährwurzel mit verholztem Füllgewebe. Durchm. 5,5 mm.

E₂ Dieselbe 16 cm unter Austrittsstelle. Durchm. 5 mm. Füllgewebe noch unverholzt.

E₃ Dieselbe 30 cm unter Austrittsstelle. Nur die älteren peripheren Gefäße verholzt.

E₄ Dieselbe 50 cm unter Austrittsstelle. Durchm. 3,5 mm (alles 1:5).

E₄' Derselbe Schnitt stärker vergrößert (1:20).

Fig. 40. S₁—S₃ Schwächere Seitenwurzeln an A.

Fig. 41. Wurzel B.

B₁ Querschnitt 5 cm unter Austrittsstelle. Durchm. 14 mm. Typische Nährwurzel.

B₂ Querschnitt 60 cm unter Austrittsstelle. Durchm. 11 mm. Im zentralen verholzten Teil gefäßlose Füllgewebsteile.

B₃ Querschnitt 85 cm unter Austrittsstelle. Durchm. 9 mm. Unverholzte Zellgruppen im verholzten Füllgewebe. Übergang zur Haftwurzel.

B₄ Querschnitt 120 cm unter Austrittsstelle. Durchm. 7 mm. Deutlich abgegrenztes Mark von verholzten Füllzellen noch durchsetzt.

B₅ Querschnitt 150 cm unter Austrittsstelle. Durchm. 5 mm. Typische Haftwurzelstruktur. Kleines Gefäßlumen, unverholztes zentrales Mark. Markzellen dünnwandig mit Interzellularen.

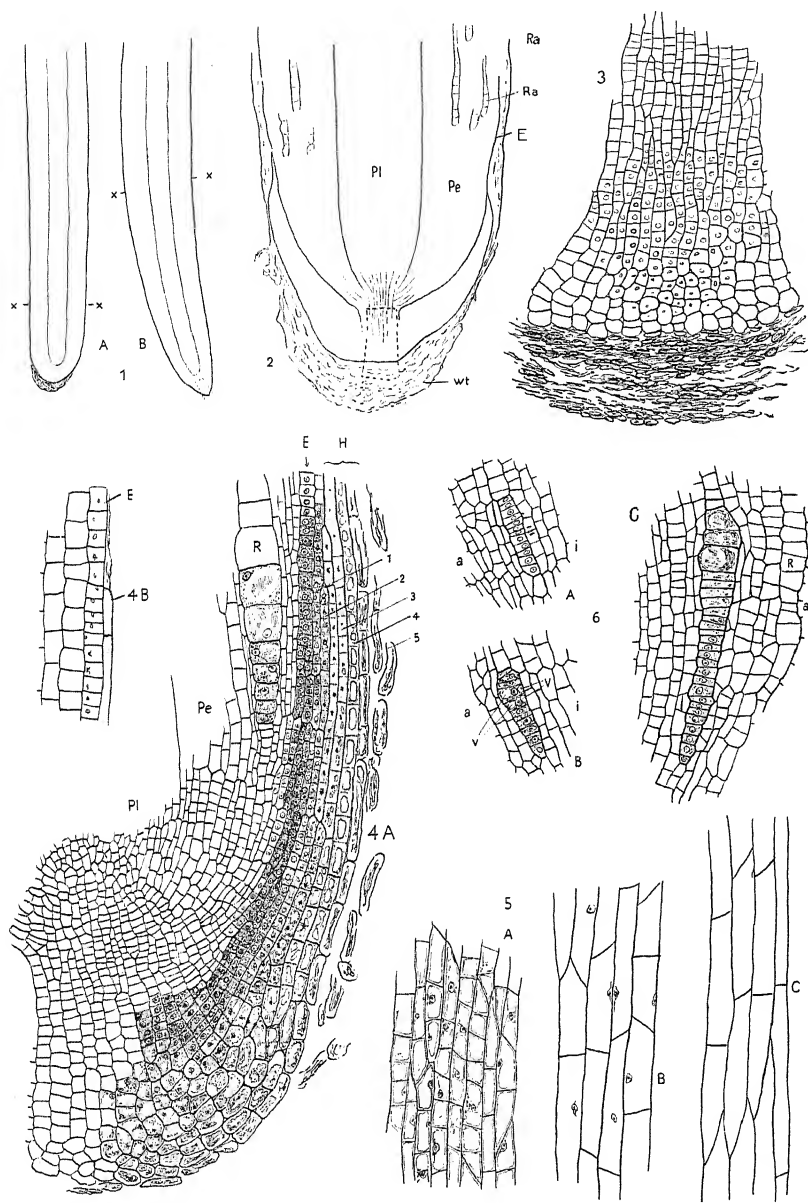
Syngonium podophyllum SCHOTT.

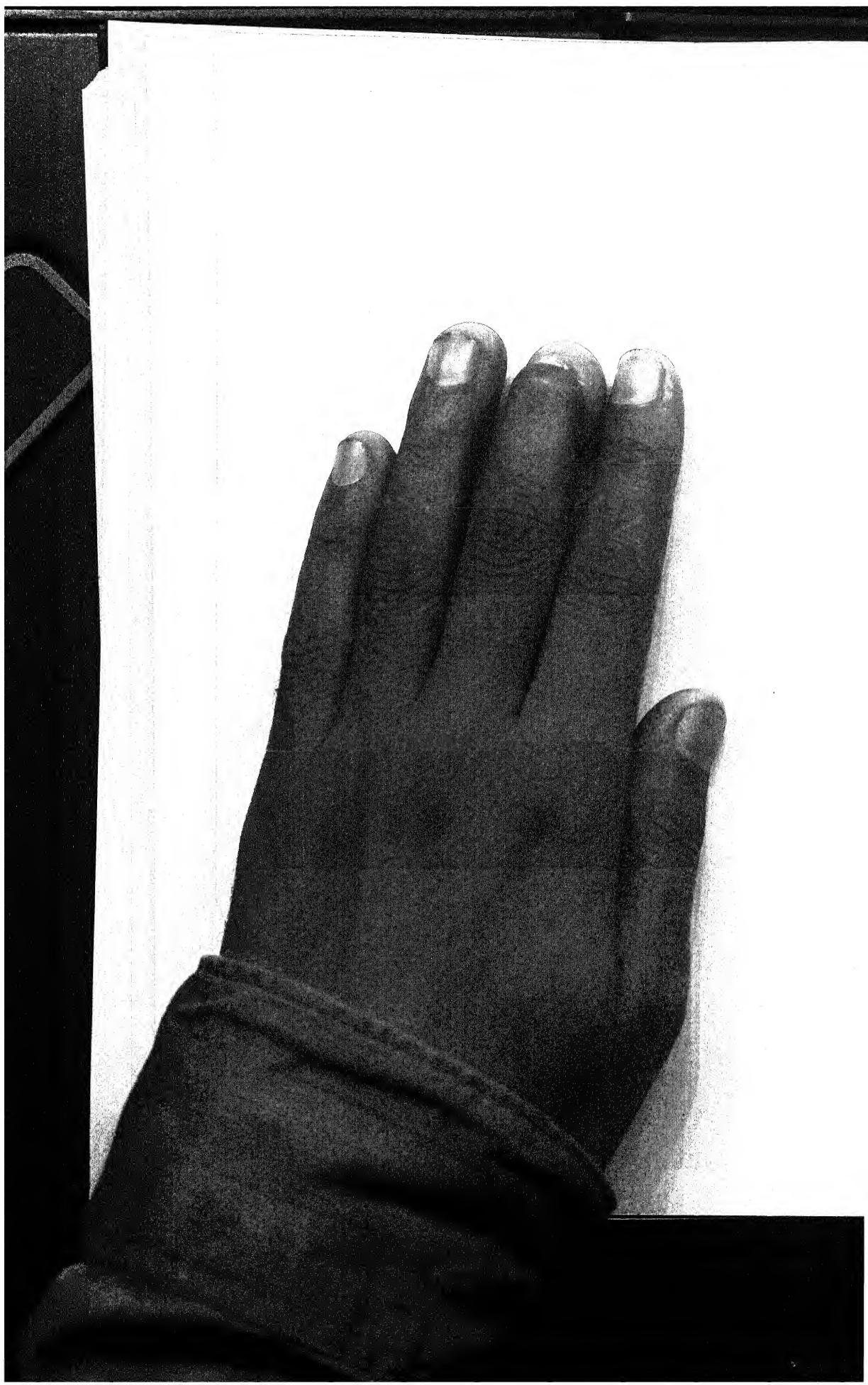
Fig. 42. Nährwurzel von 110 cm Länge, deren Wurzelkörper in Luft spitzwärts bereits zylindrische Form angenommen hatte.

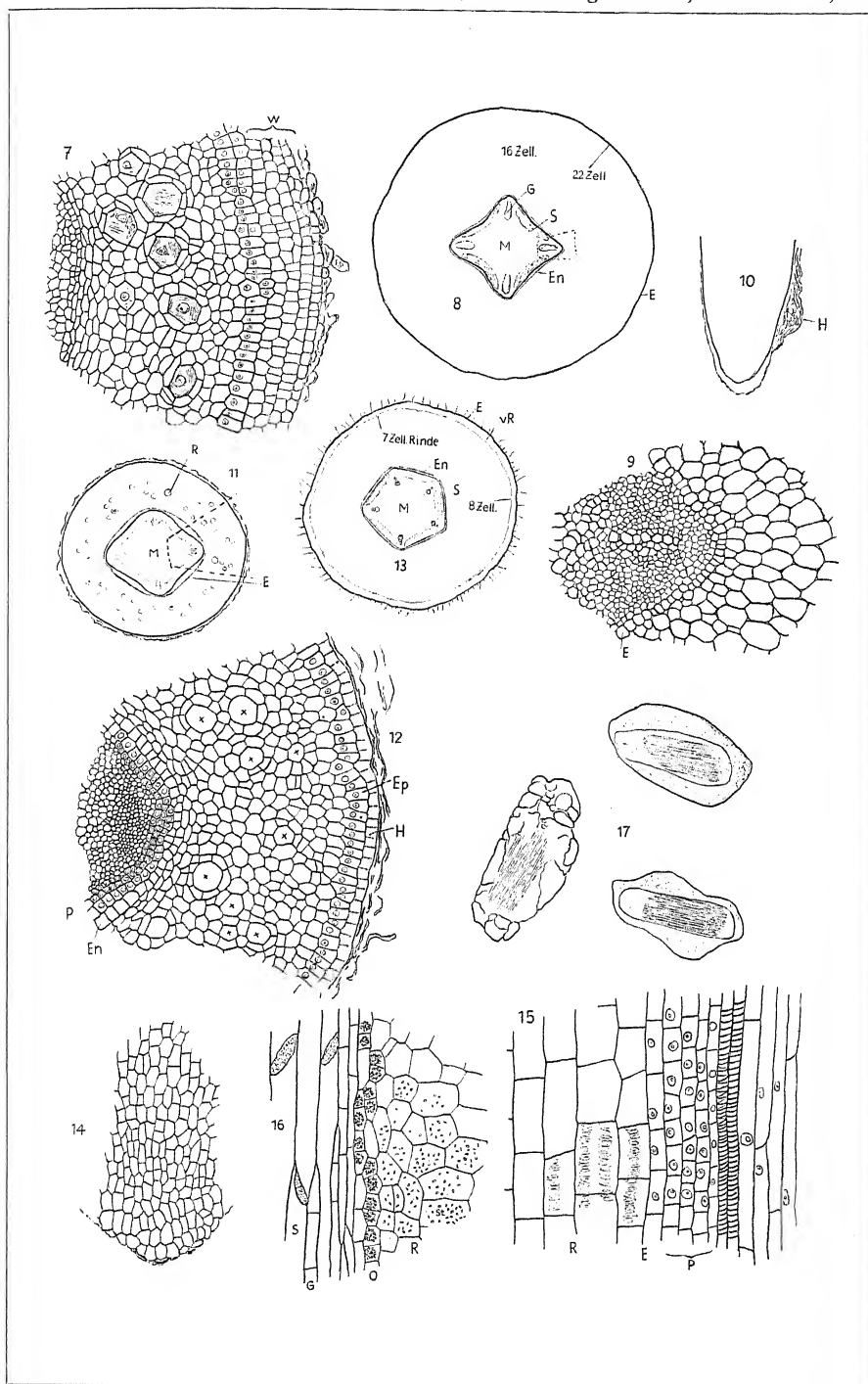
a 1 cm unter Austrittsstelle. H = vertrocknete Haare der Epidermis, Ex = Exodermis, E = Endodermis, iR = radial angeordnete Parenchymzellreihen der inneren Rinde, aR = Außenrinde, verholztes Füllgewebe punktiert.

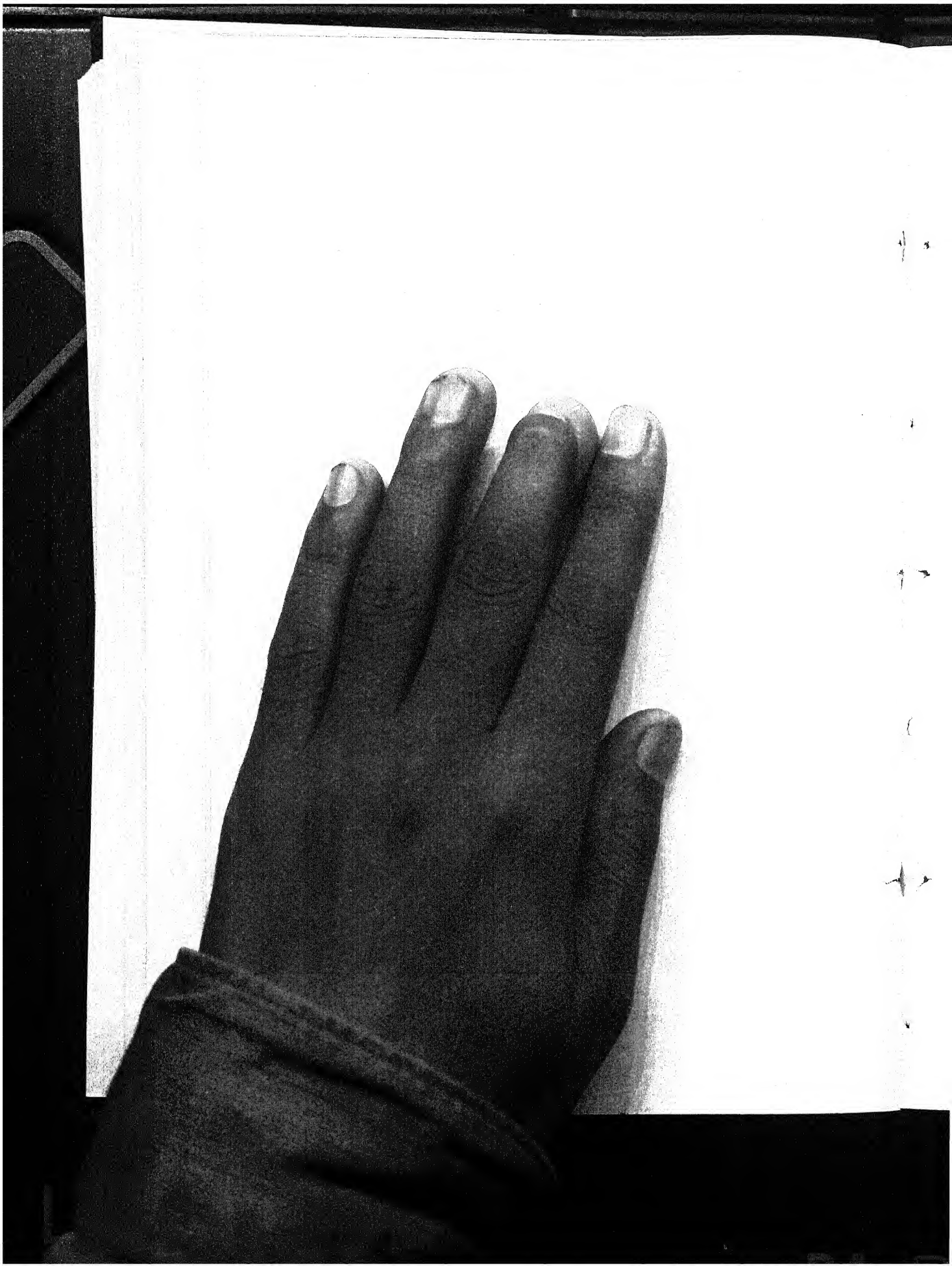
b Dieselbe Wurzel 50 cm unter Austrittsstelle. Siebteile schraffiert, verholzte Gefäße stärker ausgezogen.

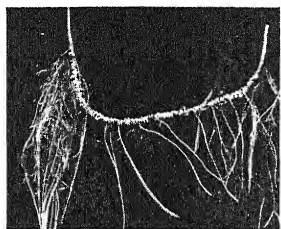
c Dieselbe Wurzel 100 cm unter Austrittsstelle (s. Text) (1:7).



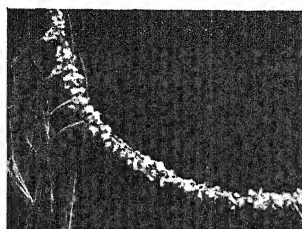




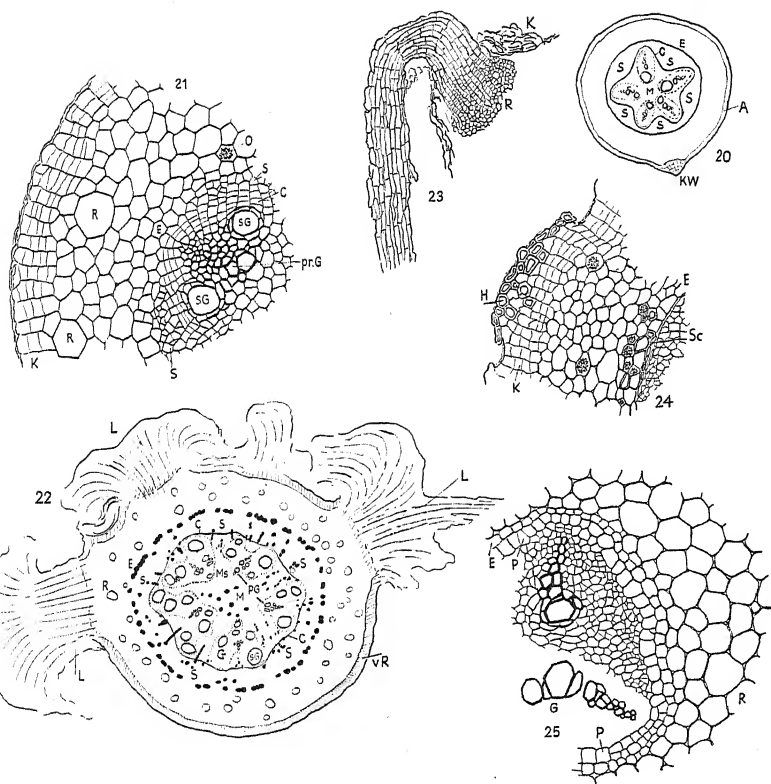




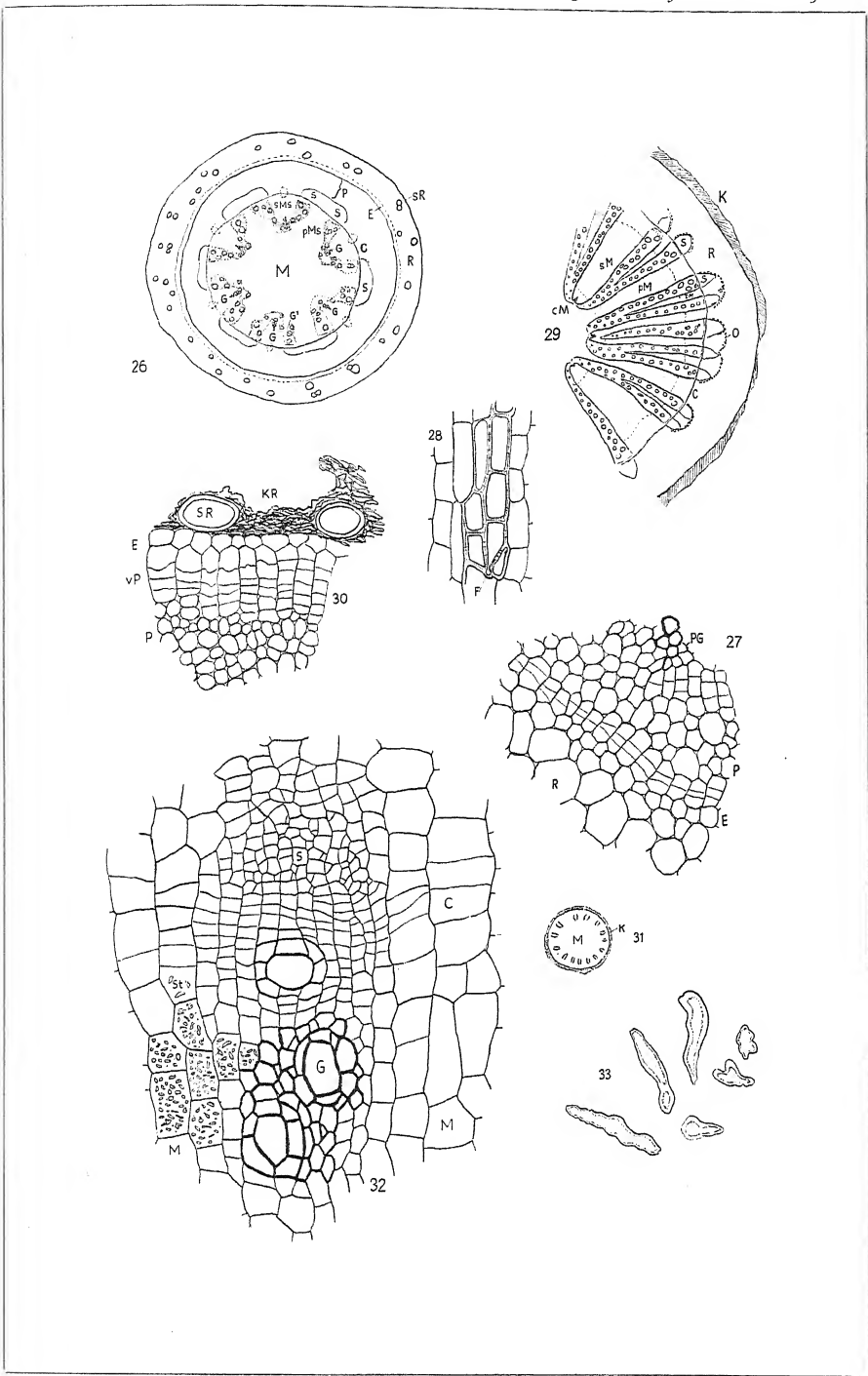
18

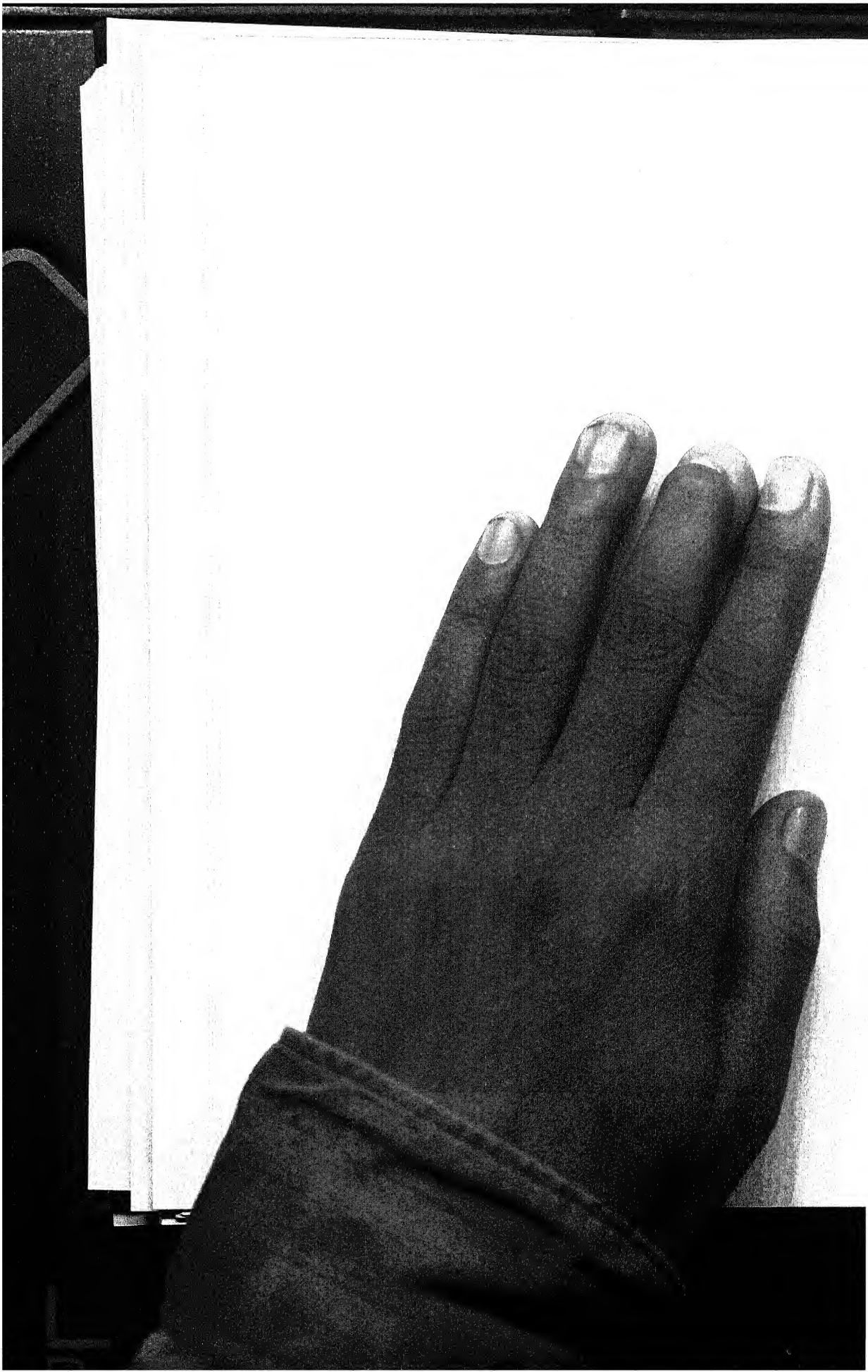


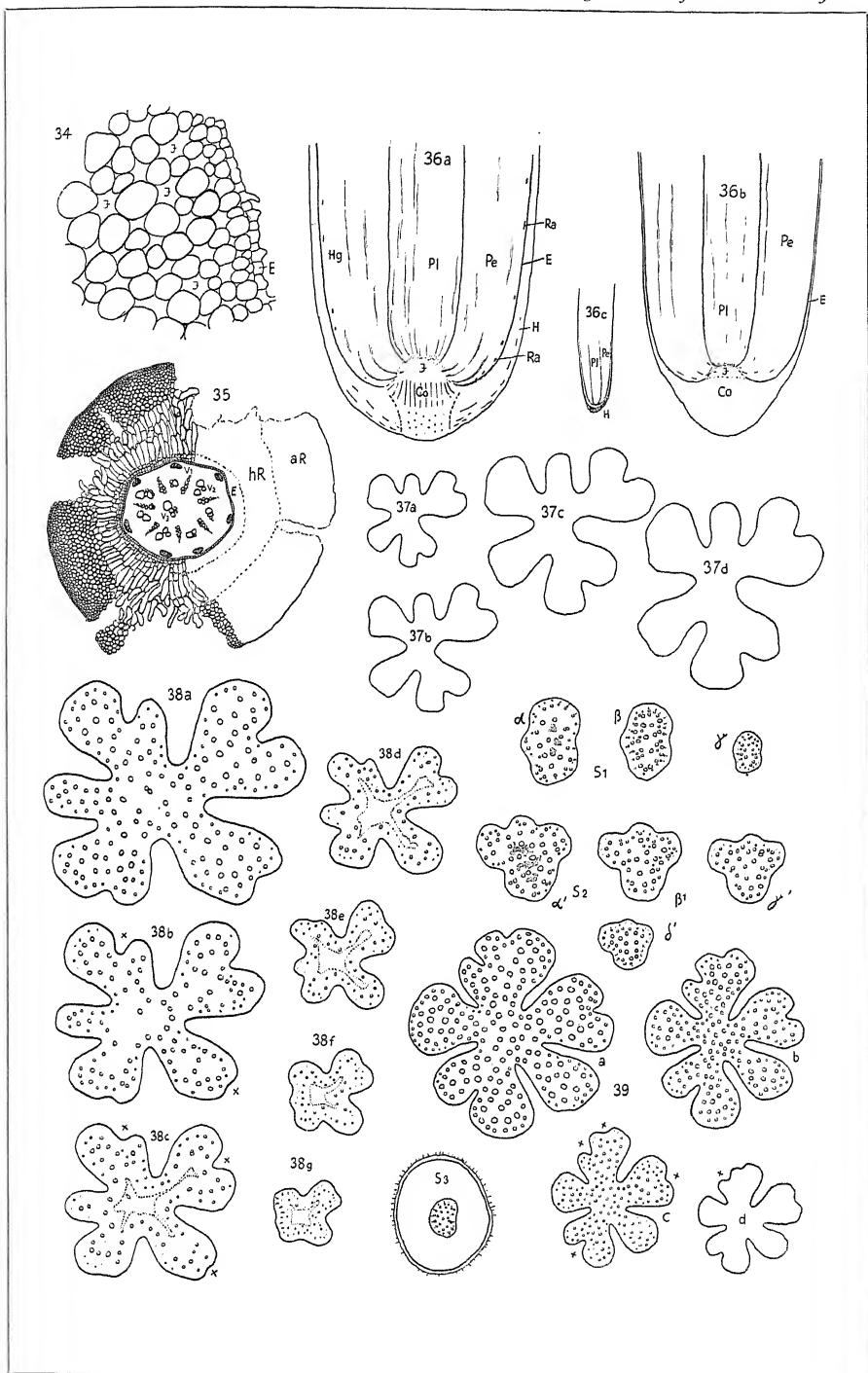
19

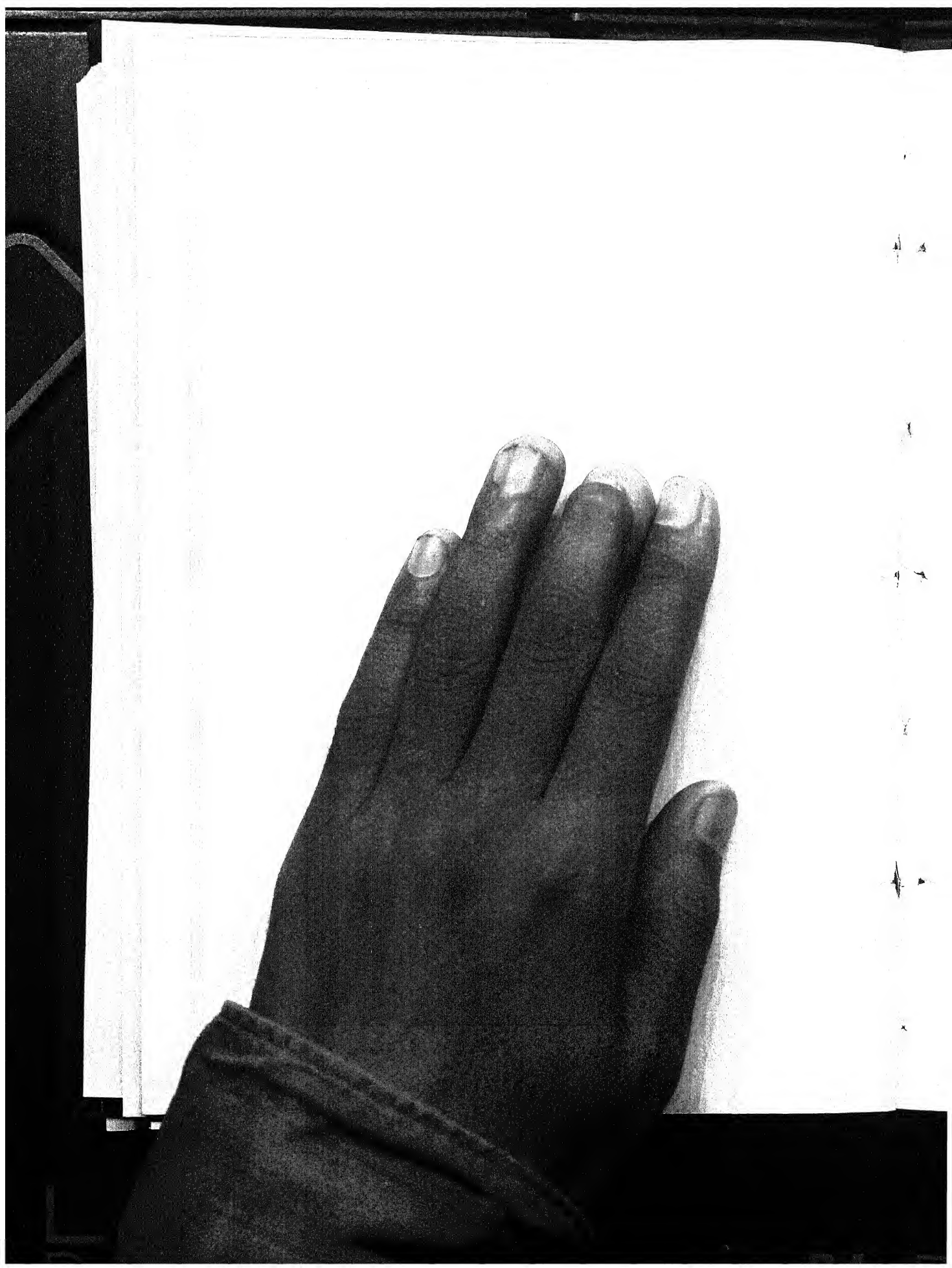


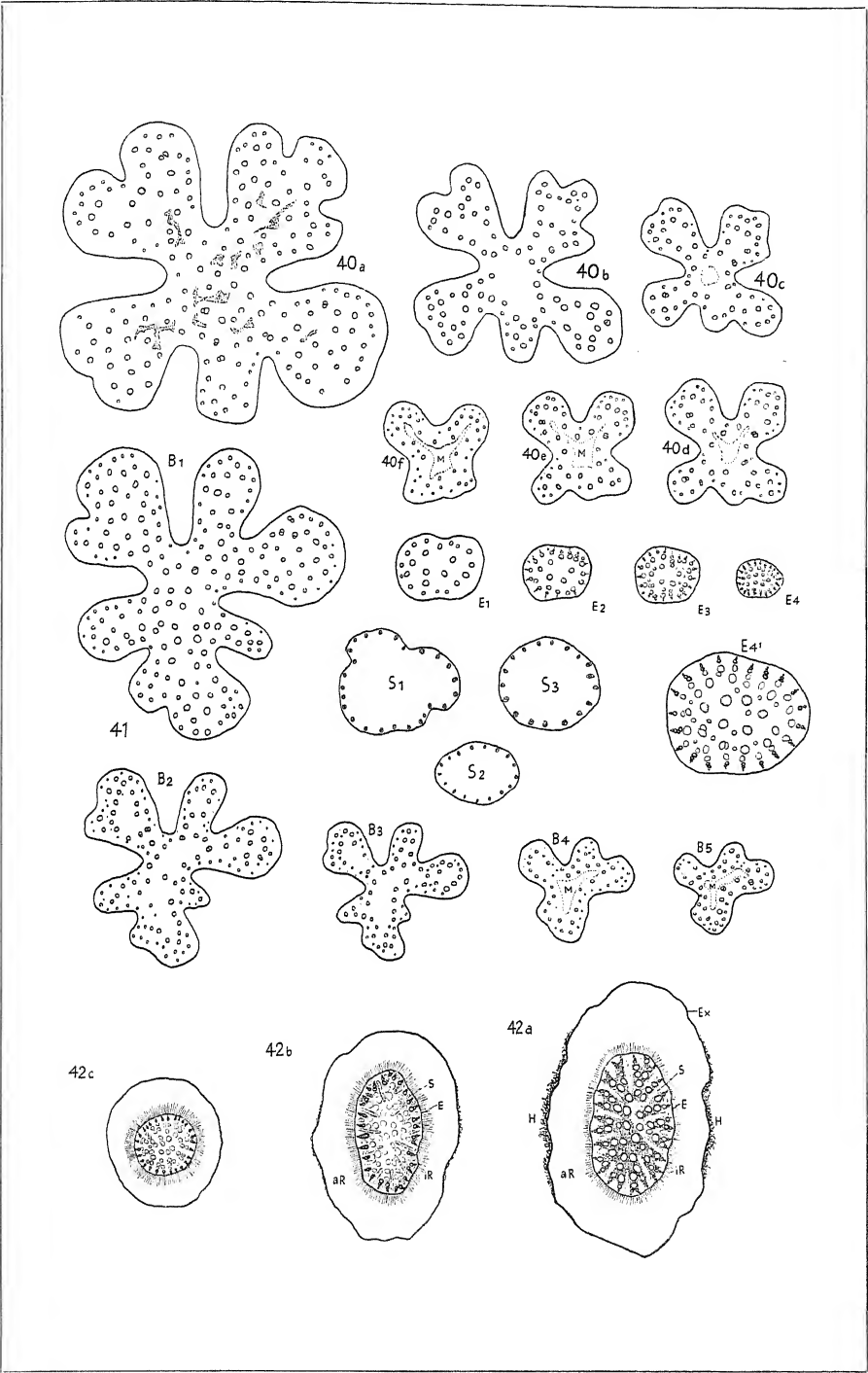












Botanische Abhandlungen

Herausgegeben von Prof. Dr. K. Goebel, München

- 1: **Gesetzmässigkeiten im Blattaufbau.** Von Dr. K. Goebel, Prof. a. d. Univers. München. (Hrsg. mit Unterstützung der bayerischen Akademie der Wissenschaften.) Mit 25 Abbild. im Text. III, 78 S. gr. 8° 1922 Rmk 2.—
- 2: **Die sterile Kultur der höheren Pflanzen.** Von G. Klein u. J. Kisser. Mit 20 Abbild. im Text. (Aus d. pflanzenphysiolog. Inst. d. Univers. Wien.) 58 S. gr. 8° 1924 Rmk 2.40
- 3: **Blütenmorphologische Untersuchungen an den Euphorbiaceen** unter besonderer Berücksichtigung der Phylogenie der Angiospermenblüte. Von Dr. P. Michaelis, Jena. Mit 41 Tafeln. 150 S. gr. 8° 1924 Rmk 16.—
- 4: **Untersuchungen über Sexualität und Parasitismus bei Mucorineen.** Von Dr. H. Burgeff, Professor an der Univers. Göttingen. Teil I. Mit 43 Abbild. im Text und 4 Tafeln. 135 S. gr. 8° 1924 Rmk 6.50
- 5: **Untersuchungen über die Geschlechts- und Kernverhältnisse bei der Hymenomyzetengattung Coprinus.** Von Dr. Hermann Brunswik. (Aus dem botanischen Institut der Univers. Wien.) Mit 3 Textfiguren, 16 Schemata u. 35 Tabellen. 152 S. gr. 8° 1924 Rmk 6.—
- 6: **Ueber die Drehung bei der Entfaltungsbewegung der Blätter.** Von Dr. A. Seybold. Mit 64 Abbild. im Text. 80 S. gr. 8° 1925 Rmk 3.—
- 7: **Zur Kenntnis der Beiknospen.** Zugleich ein Beitrag zum Korrelationsproblem. Von Priv.-Doz. Dr. W. Sandt, München. Mit 50 Abbild. im Text. 160 S. gr. 8° 1925 Rmk 7.—
- 8: **Beiträge zur Physiologie des Tagesschlafes der Pflanzen.** Von Dr. Erich Nuernbergk. Mit 8 Abbild. und 13 Tabellen im Text. 138 S. gr. 8° 1925 Rmk 7.—
- 9: **Die intraindividuelle fluktuierende Variabilität.** Eine Untersuchung über die Abänderung des Pflanzenindividuums und die Periodizität der Lebenserscheinungen. Von Prof. D. Dr. E. Dennert. Mit 31 Abbild. im Text. 149 S. gr. 8° 1926 Rmk 7.—
- 10: **Untersuchungen über Marchantiaceen.** Von Dr. E. Bergdolt, München. Mit 121 Abbild., 1 Skizze u. 1 Karte im Text. 86 S. gr. 8° 1926 Rmk 4.—
- 11: **Beiträge zur Kenntnis der Verbänderung und einiger verwandter teratologischer Erscheinungen.** Von Dr. Const. C. Georgescu, Assistent a. d. Techn. Hochschule Bukarest. Mit 76 Abbild. im Text. 120 S. gr. 8° 1927 Rmk 6.—
- 12: **Untersuchungen über die Lichtverteilung in Avena-Koleoptilen und anderen phototropisch reizbaren Pflanzenorganen bei einseitiger Beleuchtung.** Ein Beitrag zur kritischen Beweisführung der Blaauwschen Theorie. Von Erich Nuernbergk. Mit 3 Tafeln. 162 S. gr. 8° 1927 Rmk 19.—
- 13: **Der Wasserhaushalt ägyptischer Wüsten- und Salzpflanzen.** Vom Standpunkt einer experimentellen und vergleichenden Pflanzengeographie aus. Von Dr. Otto Stocker, Bremerhaven. Mit 10 Abbildungen auf 1 Tafel. 200 S. gr. 8° 1928 Rmk 12.—

Botanische Abhandlungen

- 14: **Die natürliche Gruppe der Davalliaceen (Sm.) Kfs.**, unter Berücksichtigung der Anatomie und Entwicklungsgeschichte ihres Sporophyten. Von Enrique Pérez Arbeláez. Mit 35 Original-Abbildungen im Text. 96 S. gr. 8° 1928 Rmk 6.—
- 15: **Genetische und zytologische Oenotherenstudien.** Von Dr. h. c. Edgar Hoepfner, Jena-Reval und Prof. Dr. Otto Renner, Jena. Teil II: Zur Kenntnis von *Oe. rubrinervis*, *deserens*, *Lamarckiana-gigas*, *Biennis-gigas*, *franciscana*, *Hookeri*, *suaveolens*, *lutescens*. Mit 30 Abbild. im Text und 7 Tafeln. 86 S. gr. 8° 1929 Rmk 9.—
- 16: **Untersuchungen über die Hüllorgane um Archegonien und Sporogonien der akrogynen Jungermaniaceen.** Von Edgar Knapp, Göttingen. Mit 214 Abbild. im Text. IV, 168 S. gr. 8° 1930 Rmk 12.—

Organographie der Pflanzen

insbesondere der Archegoniaten und Samenpflanzen

Von

Dr. K. Goebel

Professor an der Universität München

Erster Teil: **Allgemeine Organographie.** Dritte, umgearbeitete Auflage. Mit 621 Abbildungen im Text. IX, 642 S. gr. 8° 1928 Rmk 30.—, geb. 32.—

Zweiter Teil: **Bryophyten. / Pteridophyten.** Dritte, umgearbeitete Auflage. Mit 850 Abbildungen im Text. X u. S. 643—1378 1930 Rmk 35.—, geb. 37.—

Dritter Teil: **Spezielle Organographie der Samenpflanzen.** Zweite Auflage. IX, 581 S. 1922—23 Rmk 17.—, geb. 19.—

Ergänzungsband: **Die Entfaltungsbewegungen der Pflanzen und deren teleologische Deutung.** Zweite, neubearbeitete Auflage. Mit 278 Abbildungen im Text. X, 565 S. gr. 8° 1924 Rmk 20.—, geb. 22.—

Inhalt: 1. Einleitung. 2. Die Verschiedenheit in der Blütengestaltung der Papilionaceen und ihre biologische Bedeutung. 3. Art der Entfaltung, Gelenke und Schwellkörper. 4. Entfaltungsbewegungen der Sprosse (Sproßnutationen). 5. Entfaltungsbewegungen der Blätter. 6. Entfaltungsdrehungen (Morphologie des Unsymmetrischen). 7. Resupination der Blüten. 8. Die Reihenfolge der Entfaltung. 9. Entfaltungs- und Reizbewegungen in Blüten. 10. Die Sensitiven. 11. Die Schlafbewegungen. — Namen- und Sachregister.

Prakt. Blätter f. Pflanzenbau. VIII, 2 (1930): . . . Der zweite Teil bringt die Organbildung der Bryophyten, d. i. der Leber- und Laubmoose, und der Pteridophyten, d. i. der Farnpflanzen. Er behandelt einerseits den Zusammenhang der verschiedenen Gestaltungsverhältnisse, anderseits die Beziehungen zwischen Gestaltungs- und Lebensverhältnissen. Auch hier ist in klarer Uebersicht ein so überraschender Reichtum an Kenntnissen und Beobachtungen niedergelegt, wie ihn nur ein Forscher mit dem morphologischen Scharfblick und der ungeheuren Arbeitskraft Goebels geben kann. Nur auf Grund der vollkommenen Beherrschung eines so überaus vielseitigen Beweismaterials, das seine Vollständigkeit insbesondere auch den Tropenforschungen des Verfassers dankt, ist eine wirklich fruchtbare vergleichend-morphologische Betrachtung möglich.

Min.-Rat Christmann, München.

Archives de Botanique. T. II (1928), 6: . . . Cet ouvrage classique restera toujours fondamental et devra être encore bien des fois réédité pour servir à l'instruction des générations futures. . . .

R. Viguié.

The quarterly Review of Biology. Vol. IV (1929), 4: Goebels Organographie is one of the great classics of biology. . . .

BOTANISCHE ABHANDLUNGEN

HERAUSGEGEBEN VON

K. GOEBEL

PROFESSOR AN DER UNIVERSITÄT MÜNCHEN

HEFT 18

GESCHLECHTS- UND ARTKREUZUNGSFRAGEN BEI FRAGARIA

VON

ELISABETH SCHIEMANN

INSTITUT FÜR VERERBUNGSFORSCHUNG
DER LANDWIRTSCHAFTLICHEN HOCHSCHULE BERLIN-DAHLEM

MIT 28 TEXTFIGUREN, 7 KURVEN UND 8 TAFELN



JENA
VERLAG VON GUSTAV FISCHER
1931



Alle Rechte vorbehalten.

Printed in Germany.

(Abgeschlossen 9. V. 1930.)

Inhaltsübersicht.

Einleitung und Material	Seite 5
A. Spezieller Teil: Die Kreuzungen	12
I. Diploid \times diploid	12
Fr. 4×1 F_1 und F_2	12
II. Oktoploid \times oktoploid	21
a) Fertil	22
Fr. 6×3	22
Fr. $6 (\times 7)$	30
Fr. 6 II	32
b) Steril	37
Fr. 6×10	37
III. Oktoploid \times diploid	42
Fr. 6×18	42
Fr. 6×2	57
IV. Diploid \times oktoploid	58
B. Allgemeiner Teil	62
I. Geschlechtsbestimmung und Geschlechtsvererbung	62
a) Ältere Ergebnisse	62
b) ♀ Sterilität	66
c) ♂ Sterilität	81
d) Konstanz der Weibchen	83
e) Phäno- und genotypische Geschlechtsumwandlung	83
II. Die Reihenkreuzungen	88
a) Die Bastardtypen	88
b) Das Geschlecht bei Reihenkreuzungen	102
Zusammenfassung	108
Literaturübersicht	110
Tafelerklärung	112

Einleitung.

Die Versuche, über die im folgenden berichtet wird, laufen mit Unterbrechungen, die durch mehrmaligen Ortswechsel bedingt waren, seit dem Jahre 1919. In diesem Jahre wurden die ersten Kreuzungen ausgeführt an einem Material, das aus sich selbst heraus die Anregung zur Fragestellung gab. Das Institut für Vererbungsforschung (damals Potsdam) besaß ein kleines *Fragaria*-Sortiment ¹⁾ (12 Sippen), das aus dem botanischen Garten in Straßburg stammte, woselbst SOLMS-LAUBACH die MILLARDET'schen Versuche nachgeprüft hat.

Die Frage nach der Natur der MILLARDET'schen faux-hybrides war mit dem schnellen Fortschritt der Genetik wieder lebendig geworden und drängte zu einer Klärung. Sie wurde an verschiedenen Stellen in Angriff genommen und ist in den wesentlichsten Punkten durch die Arbeit von MANGELSDORF-EAST (1927) ²⁾ als geklärt anzusehen.

Inzwischen hatten VALLEAU (1923) und CORRENS (1926) die Grundlagen für die Geschlechtsbestimmung bei *Fragaria* gelegt, indem sie nachwiesen, daß in der Gattung *Fragaria* das weibliche Geschlecht heterogametisch ist, bekanntlich bisher das einzige Beispiel für weibliche Heterogametie im Pflanzenreich.

Andere Forscher haben zur Frage der Geschlechtsverteilung reiches Material beigetragen, das sich besonders in den Arbeiten von VALLEAU, RICHARDSON, DARROW und seinen Mitarbeitern findet. Trotz dieser Fortschritte bleibt doch im einzelnen, sowohl in der Frage der Geschlechtsbestimmung als in der der faux-hybrides vieles zurück, was weiterer experimenteller Bearbeitung zu seiner befriedigenden Lösung bedarf; hierzu wollen die folgenden Untersuchungen Bausteine beitragen.

Den experimentellen Arbeiten folgten in letzter Zeit die Resultate cytologischer Untersuchungen, die sich zumeist auf die Feststellung der Chromosomenzahlen beschränken. Diese Tatsache allein dürfte heute, wo die Genetik so stark im Zeichen der Cytologie

¹⁾ Über das Sortiment siehe unten.

²⁾ Literaturübersicht am Ende.

steht, schon dafür zeugen, daß die cytologische Untersuchung hier technische Schwierigkeiten zu überwinden hat. Es galt deshalb auch dieser technischen Seite besondere Aufmerksamkeit zu widmen.

Der Notgemeinschaft der deutschen Wissenschaft, die durch Gewährung eines Forschungsstipendiums hierfür die Grundlagen schuf, spreche ich auch an dieser Stelle meinen aufrichtigsten Dank aus. Es war dadurch möglich eine erste Reihe cytologischer Untersuchungen in die Hand von Herrn Dr. C. F. RUDLOFF zu legen, der vom 1. Juli 1928 bis 1929 an den Versuchen mitgearbeitet hat und über seine zytologischen Untersuchungen in einer besonderen Mitteilung berichtet wird (inzwischen erschienen in: Die Gartenbauwissenschaft 3).

Vom Juli bis Dezember 1929 hat, dank weiterer Unterstützung durch die Notgemeinschaft Herr cand. phil. RICHARD BEATUS an den experimentellen und cytologischen Arbeiten teilgenommen ¹⁾.

Endlich bin ich der Notgemeinschaft für die Ermöglichung der notwendigen Illustrationen durch Gewährung eines Druckzuschusses zu Dank verpflichtet.

Das Material.

Das im folgenden benutzte Material reiht sich in die von ICHIJIMA und von LONGLEY 1926 aufgestellte polyploide Reihe folgendermaßen ein:

I. Diploide Sippen. $n=7$ (Chromosomenzahlen nach RUDLOFF).

Tafel 4 oben links in der Reihenfolge: Fr. 2, 4, 8, 9, 18.

- Fr. 7 = *vesca*-Sippe 7; Wald bei Potsdam ♀. Fig. 2 und Tafel 4 Bild 3.
- Fr. 1 u. 2 = *vesca*-Bastard (s. im nächsten Abschnitt); Kollektion Straßburg ♂.
- Fr. 4 = *vesca*-Straßburg; mit der gleichen Kollektion als *Fr. collina* erhalten ²⁾.
ist aber auch ein *vesca*-Typ ♀.
- Fr. 8 = *Daltoniana*; Kollektion Straßburg ♀.
- Fr. 9 = *monophylla*; Kollektion Straßburg ♀.
- Fr. 18 = *Hagenbachiana*; Kollektion Straßburg ♀.

II. Oktoploide Sippen. $n=28$.

Tafel 4 oben links, 2. Reihe. Fr. 6, 3, 10, 19.

- Fr. 3 = *virginiana*; Kollektion Straßburg ♀.
- Fr. 10 = *chiloensis*; Kollektion Straßburg ♂.
- Fr. 6 = Sippe Marienfelde; Kulturform, *grandiflora*, aus der Gartenbauschule Marienfelde bei Berlin ♀.

Hexaploide Sippen, z. B. echte *elatior* ($n=21$ nach LONGLEY usw.) sind erst später in die Kollektion aufgenommen und erst 1929 ein-

¹⁾ Siehe besonders S. 42 ff.

²⁾ Bei RUDLOFF noch als *collina* bezeichnet.

gekreuzt. Die hierher gehörenden Sippen: Fr. 407, Sippe Alt-Schlage ♀ und Fr. 401, Sippe Jena ♀ sind inzwischen auf ihre Chromosomenzahl geprüft ($2n = 42$).

Was die Geschlechtsverhältnisse anbetrifft, so standen, morphologisch beurteilt, in der diploiden Gruppe zur Verfügung:

- in Fr. 4, 7, 8 und 9 vollfertile Zwitter;
- in Fr. 1 und 2 ein Zwitter mit vereinzeltem Ansatz;
- in Fr. 18 ein intermediärer Typ, den man kurz als schwachfertilen Hermaphroditen bezeichnen kann.

In der oktoploiden Gruppe sind die 3 Typen ganz rein:

- Fr. 3 = *virginiana* ♂ vollfertil;
- Fr. 6 = Marienfelde ♀ vollfertil;
- Fr. 10 = *chiloensis* ♀, physiologisches ♂ (näheres s. S. 66).

Sippe Fr. 1 und 2; *vesca*-Bastard.

Auf die Sippe Fr. 1 und 2 muß genauer eingegangen werden. Die beiden Pflanzen Fr. 1 und 2, die Prof. BAUR als „*elatio* ♂“ aus dem Botanischen Garten Straßburg erhalten hatte, und die aus der Kollektion SOLMS-LAUBACH stammen sollten, gehören wahrscheinlich zu einem Klon. Der dichtbuschige Habitus dieser Pflanzen ist zwar von den *vesca*-Sippen unseres Sortimentes sehr verschieden, entspricht aber nicht dem üppigen Wuchs der *elatio*. Dem entsprechend fand RUDLOFF (a. a. O., S. 88) die diploide Chromosomenzahl $2n = 14$. Die Sippe ist also in die *vesca*-Reihe zu stellen. Morphologisch ist sie aber weder eine reine *vesca* noch *collina*; ich möchte sie vielmehr als einen Bastard zwischen beiden Arten ansehen, wie er als *Fr. Hagenbachiana* beschrieben ist. Die verschiedenen Beschreibungen von *Fr. Hagenbachiana* LANG und KOCH (bei KOCH, DECAISNE, SYNOPSIS, HEGI usw.), sowie die Durchsicht der Herbarien von Berlin-Dahlem und Kew zeigt, daß dieser Name einen Formenkreis bezeichnet — und die allgemeine Ansicht, daß es sich um Bastarde zwischen *vesca* und *collina* handelt, was besonders SOLMS-LAUBACH eingehend nachzuweisen sucht, dürfte danach wohl zu Recht bestehen. In diesen Formenkreis reiht sich die Sippe 1 und 2 (ebenso wie die als *Fr. Hagenbachiana* gleichfalls aus Straßburg erhaltene Fr. 18) ein. Sie soll deshalb weiterhin als *vesca*-Bastard bezeichnet werden (s. Fig. 1 u. Tafel 1).

Das Blatt ist *vesca*-ähnlich, das Endblättchen aber kurz gestielt; die Behaarung ist mäßig, unterseits stärker als oberseits, aber es fehlt die charakteristische seidige Behaarung der *collina*. Der Blütenstand ist so hoch oder selten wenig höher als die Blätter; er bildet eine lockere reichblütige Dolde, daneben kommen aber auch

vielfach langgestielte Einzelblüten aus den Blattachseln hervor. Die Blüte ist ziemlich groß (Durchmesser 12—15 mm, s. Fig. 1 u. Taf. 4 1. Blüte), die Kronblätter sind gewölbt, rein weiß, rundlich, kurz genagelt, mit glattem Rande. Was hier besonders interessiert, sind die Geschlechtsorgane. Die Sippe ist morphologisch vollzwittrig, Androeum und Gynaeum sind gut ausgebildet, das Receptaculum halbkugelig; alle Blüten sind gleichmäßig vollentwickelt. Physiologisch aber ist die Sippe männlich, oder fast rein männlich (Fig. 1). Im Freien abblühend ist das Bild der Postfloration das eines typischen Männchens — die Kelchblätter sehr frühzeitig zusammengeschlagen,

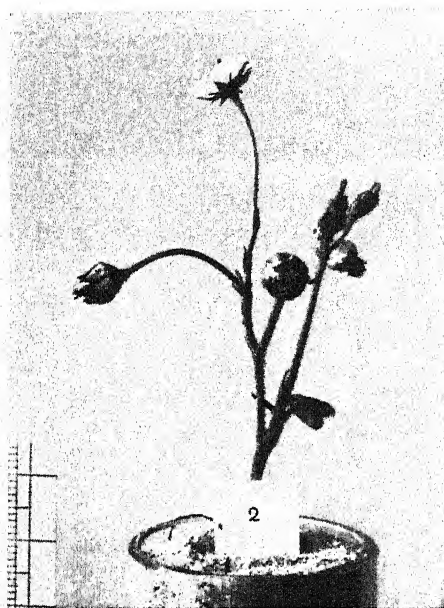


Fig. 1. Blüte und Postfloration
bei Fr. 2 = *vesca*-Bastard.

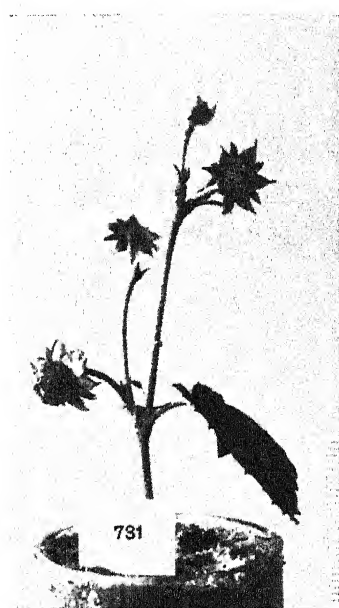


Fig. 2. *Fr. vesca* (Fr. 7).

im Gegensatz zu den vollansetzenden Sippen der *vesca*-Gruppe (Fig. 2); jedoch zeigt sich gelegentlich Ansatz, und die Entwicklung von auch nur wenigen Nüßchen führt zur Ausbildung einer \pm unvollständigen, daher stets buckeligen Beere (näheres s. im Abschnitt Geschlecht). Diese ist von dunkel-, fast weinroter Farbe, haftet fest am Fruchtboden, bei anliegendem Kelch (Merkmal von *collina*); die Nüßchen sind eingesenkt. Der Geschmack ist sehr charakteristisch von dem bekannten „Walderdbeer“geschmack und -aroma ganz abweichend (s. auch die Nachkommenschaft), traubenartig, muskatellerähnlich,

wie er von DECAISNE für *elator* beschrieben ist; man kann ihn auch, wie es gewöhnlich für *collina* geschieht, als „stachelbeerartig“ bezeichnen.

Laub und Habitus stehen somit der *vesca*, Blüte und Beere der *collina* näher; es ist also wohl berechtigt, die Pflanze als einen Bastard zwischen diesen beiden anzusehen¹⁾. An welcher Stelle die Bezeichnung „*elator* ♂“ für diese Sippe zuerst fälschlich verwendet wurde (Etikettierungsfehler?), ließ sich nicht mehr feststellen.

Wie bereits erwähnt, ist die Blüte morphologisch vollzwittrig. Im Gegensatz zu den männlichen Blüten von *elator*, in denen gegenüber dem ♀ der Blütenboden nur mangelhaft entwickelt ist, gleicht der Fruchtboden mit den Samenanlagen hier vollständig dem eines vollfertilen diploiden Zwitter zur Zeit der Blüte. Erst der ausbleibende Ansatz in unmittelbarer Nachbarschaft reich ansetzender Stämme stempelt die Sippe physiologisch als ♂. Es galt deshalb festzustellen, auf welchem Stadium die nicht entwickelten Nüsschen dieser Sippe stehen bleiben, um damit der Ursache der Erscheinung näher zu kommen. Die embryologische Untersuchung, die RUDLOFF ausgeführt hat (s. dort S. 88), hat ergeben, daß die Entwicklung der Samenanlage bis zum fertigen Embryosack durchgeführt wird, daß von diesem Stadium an Hemmungserscheinungen, z. T. erst nach erfolgter Befruchtung, eintreten, die gewöhnlich vom Nucellus ihren Ausgang nehmen und nach innen fortschreitend zur Degeneration des Embryo führen.

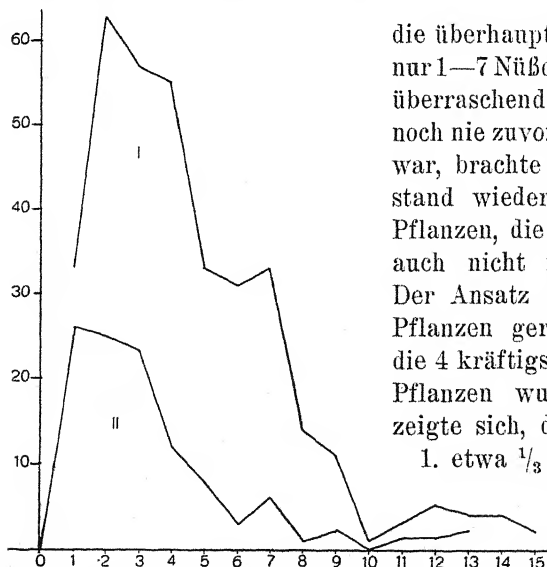
Durch diese embryologischen Verhältnisse wird es auch verständlich, daß die Sippe nicht rein, sondern nur „fast rein“ männlich ist. Es ist allerdings nie gelungen, aus Selbstung Früchte zu gewinnen; der Versuch ist fast jedes Jahr mit negativem Resultat wiederholt worden. Das hängt sicherlich mit der Beeinträchtigung der Entwicklung durch das Beuteln zusammen. Für diese „physiologisch schwach ♀“ Sippe bedeutet das Beuteln, was VALLEAU selbst für die kräftigen Kultursippen nachgewiesen hat, einen zu starken Eingriff. Auch Kreuzungen unter künstlichem Einschluß sind bis auf ganz vereinzelte Ausnahmen negativ verlaufen (s. unten).

Über die geringe Höhe des Ansatzes bei frei abblühenden Pflanzen gibt Tab. 1 und Kurve 1 Auskunft. Ihnen liegt ein Klon von 14 Pflanzen von Fr. 1 im Freiland 1921 und von 4 Pflanzen 1929 zugrunde, die reich geblüht hatten. In den meisten Blüten,

¹⁾ Auch YARNELL (1929) beschreibt in der diploiden Reihe Formen, die zwischen *collina* und *vesca* stehen.

Tabelle 1. Ansatz des *vesca*-Bastardes Fr. 1. Klon 1921 u. 1929.

Nr.	Anzahl Achseln	Sterile Blüten	Beere +	Anzahl Beeren mit															Nüßchen
				1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	
Freilandbeet 1921	1	21	54	31	6	7	4	4	4	1	2	3							
	2	12	28	27	5	5	5	3	2	2	3				1			1	
	3	17	51	25	2	3	6	4	2		4		2		1				
	4	9	18	14	4	1	2		1		2	1			1				
	5	17	51	14	2	3	2	2			3								
	6	29	61	50	1	11	7	8	3	6	2	3	2		1				
	7	39	138	25		5	5	6	4	1	1		1		1	1			
	8	13	55	15	1	2	1	3	1		2		1						
	9	28	93	32	3	7	8	5	4	2	1		1						
	10	18	79	21	1	5	3	3	3	2	7			1			3		
	11	40	144	49	5	4	4	8	7	7	4	3	2		1		2	1	
	12	16	54	21	1	7	3	4	1	6	2	2			1				
	13	5	18	5			1			3						1			
	14	9	29	14	2	1	4	3	1	1		2							
				33	61	55	53	33	31	33	14	11	1	3	5	4	4	1 ¹⁾	
1929	1	19	62	10	3	3	1									1			
	2	43	15	47	16	9	6	4	2		2						1		
	3	26	86	23	4	8	5	4		2								dabei 8 volle B.	
	4	22	63	28	1	3	2	6	1	3		2		1		1		" 2 " "	
früher geerntet				21		3	6	3	3	1	2	1	1		1			" 6 " "	
1—4				276	129	1	26	25	23	12	8	3	6	1	2		1	1	2 ²⁾
1921 u. 1929 zus.				1	59	86	78	65	41	34	39	15	13	1	4	6	6	4	1



Kurve I. Ansatz bei Fr. 1. Abscisse: Anzahl Nüßchen pro Beere; Ordinate: Anzahl Beeren.

1) Obere Kurve, I.

2) Untere Kurve, II.

die überhaupt angesetzt haben, sind nur 1—7 Nüßchen entwickelt. Einen überraschend hohen Ansatz, wie er noch nie zuvor (seit 1919) beobachtet war, brachte der Sommer 1929. Es stand wiederum ein Klon von 11 Pflanzen, die dieses Jahr gut, wenn auch nicht reich geblüht hatten. Der Ansatz war bei den meisten Pflanzen gering, wie gewöhnlich; die 4 kräftigsten und fruchtbarsten Pflanzen wurden ausgezählt, es zeigte sich, daß

1. etwa $\frac{1}{3}$ aller Blüten angesetzt hat, wenn auch nur 1—3 Nüßchen — nämlich 129 Blüten +, 276 ÷; und daß

Die Anzahl der Blüten pro Pflanze schwankt zwischen den Grenzen:

4 und 322.

Es hatten 1921 von 118 blühenden Pflanzen:

Blüten:	1—20	21—40	—60	—80	—100	—120	—140	—160	—180	—200	>200	>300
Pflanzen:	14	21	31	13	10	5	16	6	2	1	2	1

Blüte: Ebenso ist F_1 uneinheitlich in Größe, Form und Farbe der Blüte; es wurde zwischen großblütigen und kleinblütigen Individuen unterschieden. Da Fr. 4 konstant ist, muß Fr. 1 für diese Blütenmerkmale heterozygot sein.

Großblütig wie Fr. 1 ist u. a. die Mutterpflanze der F_2 Fr. 11.

Alle Pflanzen sind morphologisch Zwitter mit gut entwickelten Antheren.

Fertilität: In bezug auf den Ansatz wiesen die F_1 -Pflanzen trotz der großen Einheitlichkeit im Habitus bedeutende Unterschiede auf. Es zeigte sich, daß sie zum größten Teil, ähnlich der Vatersippe, ♀ steril waren; wo Ansatz gefunden wurde, trat er genau so spärlich und genau so (scheinbar willkürlich) unregelmäßig auf wie in Fr. 1. Daher war es nötig, zwischen der Fertilität der ganzen Pflanze und der einzelnen Blüten zu unterscheiden. Es wurden deshalb ausgezählt: Anzahl steriler Blüten pro Pflanze, Anzahl fertiler Blüten und Anzahl der Nüsschen pro Beere.

Als fertil wurde jede Blüte bezeichnet, aus der sich wenigstens 1 Nüsschen entwickelt hatte.

Da die Anzahl der Blüten pro Pflanze in so weiten Grenzen schwankt, wurde der Prozentsatz fertiler Blüten berechnet; es setzten an (1921) von 118 blühenden Pflanzen:

	0	1—10	—20	—30	—40	—50	—60	—70	—80	—90	—100	% der Blüten,
an	14	31	24	12	12	6	7	5	5	1	1	Pflanzen.

Von 1922 ab war nur noch eine Auswahl von Stammpflanzen vorhanden. An diesen wurden fertile und sterile Blüten ausgezählt. Vergleicht man die Prozentzahlen der Jahre 1921 und 1922 Tab. 2 Spalte 4 und 5, so zeigt es sich, daß im allgemeinen die Neigung zu Ansatz in beiden Jahren sich ebenso wie bei Fr. 1 etwa gleich bleibt; doch kommt es auch vor, daß der Ansatz in beiden Jahren sehr verschieden ist (Fr. 78—83). Die absoluten Zahlen für die Anzahl fertiler Blüten sind für die Pflanze weniger charakteristisch als die Anzahl Nüsschen, die an der einzelnen Beere entwickelt werden (Tafel 1 untere Reihe).

Es ließen sich folgende Typen unterscheiden:

1. Die Blüte ist ganz steril; der Fruchtboden vertrocknet, die Blüte verdorrt.

2. Die Blüte ist ganz steril; aber der Fruchtboden unterhalb der Samenanlagen schwillt an, wächst und bildet eine kleine zähfleischige schwach rote Beere, die an ihrer Spitze gehäuft die unentwickelten Samenanlagen trägt. Diese Erscheinung wurde 1921 bei 25 Blüten an 7 Pflanzen beobachtet und wiederholte sich in den folgenden Jahren. Es liegt also ein Ansatz zu pseudokarper Entwicklung vor (Tafel 1, Beeren).

3. Einzelne — etwa 1—5 — Nüsschen werden entwickelt; nur unter diesen schwillt der Fruchtboden an.

4. Mehrere — etwa 6—15 — Nüsschen werden entwickelt. Der Reiz auf den Fruchtboden ist so stark, daß beerenartige höckerige Früchte entstehen.

5. Bei noch größerer Anzahl entwickelter Nüsschen wird die Beere voll und rund ausgebildet; die Pflanze wird dem Augenschein nach als vollfertil bezeichnet. Auszählung ergab indessen, daß auch diese Beeren meist nur eine geringe Anzahl Nüsschen, zwischen 20 und 50, trugen, während gleichgroße Beeren von Fr. 4 200 und mehr Nüsschen tragen. Ja in einem Fall (Fr. 77) hätten nach ihrer Nüsschenzahl die Blüten zu Typ 3—4 gehört, während die Beeren „voll“ waren. Der Begriff „vollfertil“ kann hier deshalb überhaupt nur relativ gelten. Die vollständigsten Beeren trug Fr. 85 (Tafel 1 Bild 4 3. Zweig).

Diese 5 Ansatztypen sind äußerst verschiedenartig über die Individuen verteilt, so daß man von „ganz sterilen“ bis zu „vollfertilen“ Individuen alle Zwischenstufen finden kann. Als ganz steril sind dabei sowohl solche Pflanzen zu bezeichnen, die gar nicht geblüht (1921: 2), als solche, die bei \pm reicher Blüte gar nicht angesetzt haben; das sind 1921: 14 Pflanzen; als vollfertil dagegen diejenigen, die runde Beeren ansetzen.

Von den aus F_1 weiter gehaltenen Stammpflanzen wurde 1922 von Absenkerklonen die Anzahl Nüsschen pro fertiler Blüten notiert (s. Tab. 2 S. 15).

Die Tabelle zeigt, daß weitaus die größte Zahl von Pflanzen den Blütentyp 3 trägt (1—5 Nüsschen), daß einige Pflanzen die Tendenz zu stärkerem Ansatz haben, und daß Pflanzen, die volle Beeren ansetzen, auch reichlich tragen.

Frucht. Was die Beere selbst anbetrifft, so gleicht sie völlig der des männlichen Elters — nicht nur, wie aus der Beschreibung

Tabelle 2. Ansatz bei 22 Pflanzen der F_1 4×1 ; 1921 und 1922.

Fr. Nr.	1922 Anzahl Blüten		Proz. fertiler Blüten		Proz. fert. Bl. in 2 Jahren	Anzahl Nüßchen pro Beere 1922																												Davon An- zahl Samen in vollen Beeren
	fertil	steril	1921	1922		0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	21	31	41	51	61							
																						20	30	40	50	60	70							
11	nicht		8,8																			2	2	2	2	1		8—16						
66	notiert	0												1		1					2	1	2	4	2	1								
67	38	66	18,5	33,3	26	20	7	8	2		1																							
68	24	63	7,8	27,6	18	9	5	6	1			2				3																		
69	121	97	54,3	55,5	55	46	24	16	10	9	2	7	1		1	2	1																	
70	73					12	8	9	6	6	10	5	4	4	1	1	1	1	1									6						
71	16					7	2	2	1	1	1	1	1																					
72	20	nicht notiert				9	6	3	1					1																				
73	4					3	1																											
74	10	nicht notiert				5	1	1	2		1																							
75	20					1	1	1	2	3	3		2	3													0!							
76	50	1	81,5	98	90	1				3	2	4	2	4	3	6	2	2	3	2	2	6	2					0—29						
77	18	2	94,5	90	92	2	1	1		2	1	3	2	1	1	1					1	1												
78	72	141	3,1	33,8	18	24	18	9	5	2	2		3	1																				
79	69	44	12,2	61,6	37	24	10	9	8	5	4	2	3	2							1													
80	126	308	4,1	29,4	17	62	33	13	10	4	2			1						1														
81	106	152	0	41	21	34	23	22	7	6	7	2			1	1																		
82	22	13	21,2	62,8	42	5	3	2	1	1	1	3		2	1	1				1														
83	17	9	15,2	65	40		1	1		1	2	2		1	1	1	1	3	1															
84	26	7	72	79	76			3	2	5	2	1	1	2			2	1	1		4	3												
85	50	—	72	100	86												2	1	1		2	5	1	usf.				>50						
86	8	13	64,5	38,4	52		2							1						1	1													

zu ersehen, nach dem Grade der Entwicklung — sondern ebenso in der weinroten, dunklen ungleichmäßigen Färbung, dem Festhaften am Kelchboden, den eingesenkten Nüßchen und dem muskatellerartigen Aroma (Geschmack und Duft).

In der Art und Stärke des Ansatzes gleicht die F_1 also der Vatersippe; denn dieselben Unterschiede, die sich zwischen den einzelnen Individuen der F_1 in bezug auf die Fertilität zeigen, sind im Laufe der Jahre an den Individuen des Fr. 1-Klones — des väterlichen Stammes — beobachtet worden, wie oben ausführlich gezeigt wurde. Daß Ernährungsfragen dabei eine Rolle spielen, steht wohl außer Zweifel.

Geschlecht. Die Kreuzung verlief in der Kombination $\text{♂} \times \text{♀}$. Es wurde gezeigt, daß der männliche Elter Fr. 2 als physiologisches Männchen aufzufassen ist (genauer — s. im allgemeinen Teil S. 68 — als physiologischer Subandroezist). Es entsteht die Frage, ob dieses ebenso wie das morphologische Männchen von *elator* in CORRENS' Versuchen die Getrenntgeschlechtigkeit dominant vererbt. Da die Elternpflanzen die gleiche Chromosomenzahl haben und sich

auch sonst sehr nahe zu stehen scheinen, war mit Bastardsterilität nicht zu rechnen. Die Sterilität auf ♀-Seite mußte also eine andere Ursache haben. Der Zwitter Fr. 4 ist homogametisch und zwittrig. Das Männchen Fr. 1 ist gleichfalls homogametisch; die F_1 besteht aus lauter Männchen; also ist auch hier die Getrenntgeschlechtlichkeit dominant. Wie man sieht, überträgt aber Fr. 1 seine Männlichkeit genau in der Form, wie sie bei ihm selbst ausgeprägt ist, in der Form der physiologischen Subandrozie: die F_1 ist ganz schwach weiblich fertil.

Dies wird heute mit CORRENS zumeist auf schwächere Valenz des Realisators zurückgeführt — ein Ausdruck dafür, daß die Manifestation der dem anderen Geschlecht zugehörigen Merkmale labil ist.

Man könnte aber die schwache weibliche Fertilität — vor allem aber die Tatsache, daß sich gewisse Unterschiede bezüglich derselben zwischen den F_1 -Geschwistern geltend machen — auch unter einem anderen Gesichtspunkte verstehen: wenn man nämlich annimmt, daß wenigstens einer der Eltern für ♀-Sterilitätsfaktoren heterozygot ist. Fr. 4 ist durch Selbstung als homozygot fertil erwiesen. Es müßte also der Pollenelter sein, der die ♀-Sterilität mitbringt. Da in F_1 nur ganz vereinzelte fertile Pflanzen herauspalten (Fr. 85 s. Taf. 1 unten, 3. Zweig), so müssen mehrere solcher dominanter Sterilitätsfaktoren im Spiele sein; sie wirken neben und mit den eigentlichen Geschlechtsfaktoren (Realisatoren). Nur die wenigen für Fertilität rezessiven ♂-Gameten bringen mit den ♀-Gameten von Fr. 4 wieder fertile Pflanzen hervor. Die zahlreichen sterileren Geschwister mit ihren höchstens 29 Nüßchen müssen wohl demgegenüber als einheitlich angesehen werden — man muß also annehmen, daß bereits 1 Faktor, 1 Dosis genügt, um die vom ♀ stammende Fertilität zu unterdrücken. Wir kommen auf diese Deutung bei F_2 zurück (s. S. 19).

Leider haben die F_1 -Pflanzen, auch die höher fertilen, im allgemeinen bei Selbstung nicht angesetzt, was die Analyse erschwert. Sie wird indessen noch fortgesetzt.

Positiv verliefen bisher folgende Bestäubungen:

Fr. 11 selbst gab 1922	2 Beeren: ausgesät in S. 22,15,
Fr. 66 rückgekreuzt mit Fr. 1	1 Beere: „ „ S. 22,1.

Endlich wurden Keimproben mit spontan angesetzten Nüßchen gemacht, die positiv verliefen.

1929 sind einige weitere Rückkreuzungen gelungen.

II. F_2 aus Fr. 11 selbst.

Fr. 11 war eine kräftige F_1 -Pflanze (1921: 65 Ausläufer) mit hohem, stark verzweigtem Blütenstand, die reich blühte. Im 1. Jahr war sie fast völlig steril; neben 125 sterilen Blüten zeigten nur 12 schwachen Ansatz; im ganzen wurden 36 Nüßchen (Spontanansatz) ausgereift. Die Pflanze wurde stark vermehrt und die Stecklinge haben 1922 verhältnismäßig gut getragen (s. Tab. 2).

Die Beeren waren, wie oben gesagt, ganz vom Typ der Fr. 1, groß, sehr dunkel, etwas höckerig; das Aroma sehr würzig, weinartig.

Die Anzahl Nüßchen pro Beere betrug 1922 bei Spontanansatz im Freiland bei 10 Beeren: 17, 17, 25, 26, 31, 35, 36, 43, 43, 56 = 329. Außerdem wurden 1922 an der Original-Topfpflanze 2 Beeren aus Selbstung gewonnen, die 69 bzw. 89 Nüßchen trugen. Der Ansatz war erzielt bei künstlicher Bestäubung und Pergamin-tütenschutz.

Daß der stärkere Ansatz 1922 modifikativ ist, zeigt die weitere „Klondeszendenz“:

1923	53 sterile Blüten	4 Beeren mit 14 Nüßchen,
1924	60 Blüten	Ansatz ÷.

Fr. 11 gehört somit zu der größeren Gruppe der „sterilen“ Individuen.

Aussaat am 15. VIII. 1922 (S. 22,15).

Keimlinge. Am 5. IX. sind neben 129 grünen 29 weiße Keimlinge vorhanden, die auspiikiert, alle im Kotyledonenstadium sterben. Die grünen Keimlinge waren von recht verschiedener Größe; es wurden 76 große und 53 kleine gezählt. Sie kamen fast alle durch den Winter. Im April 1923 zeigten sich im Pikierkasten sehr charakteristische Wuchsunterschiede (s. Tafel 1 oben Mitte). Neben 69 normalen Pflanzen waren 12 Halbzwerge und 25 Zwerge zu unterscheiden.

Habitus. Unter den Zwergen fielen 14 extrem kleine Typen auf, die als Z-Zwerge (s. weißer Pfeil) bezeichnet wurden. Sie trieben den ganzen Sommer über noch einige Blätter von winzigen Dimensionen, entwickelten ein reich verzweigtes Wurzelsystem, gingen dann aber — die meisten in den heißen Juli- und Augusttagen — nach und nach ein, obgleich sie im Glashaus in Töpfchen oder Schalen in besonderer Pflege standen. Doch gelang es einige (etwa 20 einschließlich der unten genannten) über den Winter und durch das nächste Jahr, vereinzelt über 2 Jahre, am Leben zu erhalten; die Zwergblättchen bildeten eine robuste, aber winzige Rosette; das sehr

feinfädige Wurzelwerk zeigte deutliche Verholzung und füllte ein 6 cm-Töpfchen bis zum Grunde. Schließlich aber starben nach und nach alle, ohne geblüht zu haben.

Die gleiche Erscheinung (Auftreten von Z-Zwergen) (s. auch S. 69) wurde ebenso beobachtet bei allen Absaaten der frei abgeblühten F_1 -Bastarde und bei der Rückkreuzung mit Fr. 1 (S. 22,2).

Zwergtriebe. In diesem Zusammenhang muß einer zweiten Erscheinung gedacht werden, die noch einer weiteren Analyse bedarf. Bei den Halbzwergen, gelegentlich auch bei normalen Pflanzen, kamen im Laufe des Sommers vielfach aus den Blattachseln Zwergtriebe, fast vom Z-Typus, heraus. Mitunter war diese Zwergtriebbildung äußerst lebhaft. Es ist mehrfach versucht, diese Sprosse zu isolieren, aber nie gelungen, sie am Leben zu erhalten.

Da schließlich fast nur Normalpflanzen am Leben blieben, ist es nicht zu verwundern, daß diese F_2 dem Habitus nach einen sehr einheitlichen Eindruck macht. 1925 wurden über Laub und Blüte die ersten eingehenden Notizen gemacht. Es zeigt sich eine Aufspaltung in helleres und dunkleres Laub mit rundlicheren oder länglicheren Blättern. Die genaue Analyse ist nicht durchgeführt. Ebenso wie in F_1 trägt ein Teil der Pflanzen die Blüten über den Blättern, wie Fr. 4, ein Teil gleich hoch oder niedriger, wie Fr. 1.

Blüte. Die Blüte ist selten so üppig wie in F_1 und ist an den einzelnen Pflanzen ziemlich verschieden reich. Sehr deutlich sind aber 2 Blütentypen zu unterscheiden: große weiße wie Fr. 1 und kleine, oft grünlichweiße, von der Größe der Fr. 4. Daraus ergibt sich, daß der Blütentypus der Fr. 1 dominant ist.

Geschlecht. In dieser F_2 tritt nun, abweichend von F_1 , eine Aufspaltung in morphologisch verschiedene Geschlechtstypen auf. Es gibt ausgesprochene Zwitterblüten mit vollentwickelten Antheren, wie in F_1 , und ausgesprochen weibliche Blüten, bei denen Jahr für Jahr an Stelle der Antheren kleine, stummelförmige Staminodien entwickelt werden oder die Antheren vollständig unterdrückt sind (Fr. 488, 481). Da im Laufe der Jahre, besonders 1926/27, viele Pflanzen eingingen, so sind nur noch 51 Pflanzen für eine Beurteilung übrig; das Geschlecht wurde von 1926 ab jedes Jahr kontrolliert; die Beobachtung für die einzelne Pflanze ist also meist für 4, mindestens aber für 2 Jahre notiert. Es waren notiert:

27 als ♂, davon 10 als Zwitter mit Rudimenten

oder mit schlechten Antheren,

16 „ ♀, davon 9 als ♀ mit Staminodien oder Rudimenten,

8 in den 4 Jahren für das Geschlecht wechselnd beurteilt.

Daraus geht schon hervor, daß zwischen den deutlichen morphologischen ♀♀ und ♂♂ sich eine Reihe von Zwischenstufen befindet, die der Einreihung Schwierigkeit bereitet. Ob eine Pflanze besser als ♀ mit Antherenrudimenten oder als ♂ mit \pm schlechten Antheren zu bezeichnen ist, ist nicht immer leicht zu entscheiden, und diese Entscheidung fällt in verschiedenen Jahren wohl verschieden aus. Die Bezeichnung ist aber nicht das Wesentliche, sondern der unbestimmte Charakter des morphologischen Geschlechtsausdrucks.

Dazu kommt ein zweites: diese gesamte F_2 ist praktisch steril — der Gesamtansatz ist durch alle Jahre geringer gewesen als der der Mutterpflanze Fr. 11 und geringer als der der Fr. 1. Die wenigen im Laufe der Jahre entwickelten Beeren der F_2 waren alle vom Typ der Fr. 1, charakteristisch nach Farbe, Aroma und Haften am Kelchboden; die Anzahl entwickelter Nüßchen war sehr gering. Nur 16 von den insgesamt ausgepflanzten 127 Pflanzen haben überhaupt je angesetzt. Diese waren größtenteils als Zwitter notiert. Von den 24 in wenigstens 1 Jahr als ♀ bezeichneten Pflanzen haben in den 4 Jahren 7 angesetzt, und zwar nur ein- oder zweimal 1 Beere mit vereinzelt Samen. Der Ansatz bei den ♀♀ ist also ebenso schwach und ebenso willkürlich wie bei den morphologischen Zwittern. Aus anderen Kreuzungen (s. S. 23) ist aber bekannt, daß genetische ♀♀ bei *Fragaria* fast durchweg voll fertil sind, sofern es sich um intraserielle Kreuzungen handelt.

Wenn nach den Überlegungen über die F_1 diese als genetisch getrenntgeschlechtlich, und zwar männlich (mit ganz geringer ♀-Fertilität), anzusehen war, so waren bei Selbstung solcher F_1 -Individuen wiederum Männchen gleicher Art zu erwarten. Die Sterilität auf der ♀-Seite wird hervorgerufen durch die hemmende Wirkung des männlichen Realisators auf die weiblichen Geschlechtsorgane. Wiederum kommt durch Abschwächung der Valenz desselben ein gewisser Grad ♀-Fertilität zustande; und zwar steht diese F_2 bezüglich des Ansatzes durchweg auf niedrigster Stufe (vgl. dagegen die Oktoploidkreuzungen). Auf Grund der Ergebnisse in F_2 wird man also die in dieser Diploidkreuzung aufgetretene ♀ Sterilität als einen Ausdruck des Geschlechts ansehen: es liegt hier „physiologische Diözie“ vor.

Für die zweite auf S. 16 diskutierte Deutungsmöglichkeit, welche die besonderen Verhältnisse in F_1 erklären sollte, und neben der „Valenz“theorie denkbar wäre, gibt diese eine F_2 aus einer „sterilen“ Pflanze keinerlei Unterlagen.

Die Versuche werden fortgesetzt.

Dagegen besteht wohl aber kein Zweifel, daß wir es auf der männlichen Seite mit einer Form echter Sterilität zu tun haben. Diese äußert sich in erster Linie in einer Unterdrückung weniger bis vieler, ja oftmals aller, vollständigen Antheren — dann entstehen die Zwischenstufen mit vereinzelt Antheren und die morphologischen Weibchen.

Sie äußert sich aber zuweilen auch in einer mangelhaften Ausbildung der Antheren, die auf eine frühe Degeneration des sporogenen Gewebes schließen läßt (s. die Untersuchungen von RUDLOFF und meine Diskussion S. 81).

Sie ist zudem in den verschiedenen Individuen sehr verschieden stark ausgeprägt, so daß diese F_2 ganz im Gegensatz zu der sehr guten und gleichmäßigen morphologischen Ausbildung der Antheren in F_1 in dieser Beziehung durchaus uneinheitlich ist.

Die scheinbare Geschlechtsaufspaltung läßt sich verstehen als eine Aufspaltung nach Faktoren für ♂-Sterilität. Daß diese von der sehr homogenen zwittrigen Muttersippe stammen, ist nicht anzunehmen. Viel wahrscheinlicher ist es wiederum, daß die so stark hybridverdächtige Fr. 1 für ein oder mehrere ♂-Sterilitätsfaktoren heterozygot war, und zwar müssen sie in Fr. 1 rezessiv sein. Denn die gesamte F_1 war wie die Vatersippe morphologisch ♂ vollkommen. Fr. 11, die Elternpflanze dieser F_2 , ist wie der Vater heterozygot und gibt nun in F_2 morphologisch vollkommene Homo- und Heterozygoten und morphologisch unvollkommene, z. T. phänotypisch rein weibliche Rezessivhomozygoten. Die Versuche, diese fast sterilen Pflanzen zu selbst- und rückzukreuzen, sind fortgesetzt. 1929 hat eine Anzahl Rückkreuzungssamen gegeben, die ausgesät worden sind, um die Hypothese zu prüfen.

Ganz kurz soll über die Aussaat der spontan gewonnenen F_1 -Nüßchen berichtet werden; es sollte damit geprüft werden, ob diese Nüßchen überhaupt keimen. Der Versuch verlief positiv. Aus 1414 Samen wurden 356 Pflanzen gewonnen (14 Familien) = 25,2 Proz. Davon waren 275 normal, 22 Halbzwerge, 16 Zwerge, 43 Z-Zwerge. Da die Vaterpflanzen unbekannt waren, wurden diese Kulturen nicht weiter verfolgt.

Zusammenfassend liefert also die Kreuzung Fr. 4 Zwitter \times Fr. 1-Männchen (mit abgeschwächter Valenz) in F_1 lauter Männchen gleicher Art, und da diese für das Geschlecht homogametisch sind, wiederholt sich der Geschlechtstyp in F_2 .

Für die Sterilität auf der ♂-Seite wird als Erklärung Hetero-

zygotie der Fr. 1 für rezessive ♂ Sterilitätsfaktoren angenommen. Fr. 1 (und 2) selbst haben guten Pollen und stets vollwertige Antheren. Möglicherweise deutet das Auftreten der Sterilität von F_1 an darauf, daß Fr. 1 in der Tat den reinen *vesca*-Sippen nicht nahe genug steht — daß sie in der Tat hybriden Ursprungs ist, wie nach den morphologischen Eigenschaften vermutet wurde.

II. Oktoploid \times oktoploid.

Kreuzung der oktoploiden Sippen.

a) Fertile Kreuzungen.

Es war bedauerlicherweise kein Ausgangsmaterial vorhanden, um die Kreuzung $\text{♀} \times \text{♀}$ oder $\text{♀} \times \text{♂}$ zwischen zwei diploiden Sippen auszuführen, die für das Verständnis der Geschlechtsverhältnisse in den bisher besprochenen Kreuzungen von außerordentlichem Wert gewesen wäre, da wir z. Z. keine rein ♀ diploiden Sippen kennen. Dagegen konnten die genannten Kombinationen innerhalb der oktoploiden Reihe hergestellt werden.

In dieser Gruppe stand ein reines Weibchen ohne jede Andeutung von Antherenbildung, mit nur stummelartigen Staminodien, zur Verfügung, das unter dem Namen Marienfelde Fr. 6 geführt wurde (1. Blüte auf Tafel 4 2. Bild. Blatt auf Tafel 6). Die Sippe gehört dem Typus *grandiflora* an, im Laub mehr *Fr. chiloensis* als *virginiana* ähnelnd. Als ♀-Elter diente die reichblühende, reichtragende *virginiana*-Sippe Fr. 3 (Tafel 4, 2. Blüte, ebenda. Als ♂-Elter *Fr. chiloensis* = Fr. 10, die von 1918 ab, seit der Stamm unter Beobachtung steht, noch nie die geringste Spur von Ansatz auch nur einzelner Nüßchen gezeigt hat, obwohl die weiblichen Geschlechtsorgane zur Zeit der Blüte voll entwickelt sind (Tafel 4, 3. Blüte, ebenda). Die Antheren sind voll und gut ausgebildet und bei stets reicher Blüte reichlich stäubend. Der Pollen ist indes nur in geringem Prozentsatz tauglich. Es unterliegt keinem Zweifel, daß die Sippe als physiologisch rein männlich (im Gegensatz zu Fr. 2) anzusprechen ist¹⁾.

Zur Untersuchung der Geschlechtsvererbung wurden die Kreuzungen $6 \times 3 = \text{♀} \times \text{♀}$, $6 \times 10 = \text{♀} \times \text{♂}$ ausgeführt. Die Kreuzung 3×10 ist trotz wiederholter Versuche nicht gelungen; Bestäubungen verschiedenster Art mit Fr. 10-Pollen sind, da stets viel Pollen von Fr. 10 zur Verfügung stand, besonders oft wiederholt worden — mit Ausnahme dieser einen Verbindung vergeblich.

¹⁾ Über die Embryosackentwicklung s. bei RUDLOFF, S. 88.

A. Fr. 6 Marienfelde \times Fr. 3 = *virginiana*.

(Hierzu Tab. 3 und Kurve II—IV.)

3 Beeren, 274, 286 bzw. 211 Nüßchen.

Aussaat 15. VIII. 1922; pikiert Ende September; 346 Sämlinge = 44,88 Proz. Die Sämlinge waren bis auf 2 Zwerge und 20 Halbzwerge sehr einheitlich und wurden im April 1923 zum kleinen Teil eingetopft, zum größten Teil ausgepflanzt. Die Zwerge und Halbzwerge sind 1924 bereits normalwüchsig; sie sind also nur vorübergehende Hemmungsbildungen gewesen.

Diese Kreuzung zeigt in bezug auf Habitus, Blatt, Blütenstellung, Blüte, Beere und physiologische Eigenschaften wie Blütezeit, Reife, Anfälligkeit u. a. m. eine so starke Aufspaltung, daß zumindest ein Elter als stark heterozygot angesehen werden muß. Da die Aussaat von Fr. 3 (*virginiana*) aus Selbstung bis auf die Beerenform hochgradig einheitlich war (S. 19,3, S. 20,3, S. 22,11), so muß Fr. 6 für die starke Aufspaltung verantwortlich gemacht werden. Dies bestätigt sich aus weiteren Kreuzungen mit Fr. 6. Die Kreuzung ist wesentlich zur Prüfung der Geschlechtsverhältnisse hergestellt, darum soll über andere Eigenschaften nur in besonderen Fällen berichtet werden. Die 48 Topfpflanzen sind 1923 und 1924 protokolliert. Die 298 Freilandpflanzen 3 Jahre lang von 1924 bis 1926 für Geschlecht und Ansatz. Die danach aus beiden Reihen noch weiter gehaltenen ca. 30 Stammpflanzen auch in den folgenden Jahren.

Es wurde nämlich bereits im 1. Jahre die Beobachtung gemacht, daß gelegentlich eine zuerst für das eine Geschlecht notierte Pflanze, späterhin einige, oder durchweg, Blüten des anderen Geschlechts trug. Wurde das zuerst für einen Beobachtungs- bzw. Schreibfehler gehalten, so zeigte sich bald, daß dies nicht der Fall war, sondern in der Tat eine Geschlechtsumwandlung, jedenfalls morphologisch oder phänotypisch ausgeprägt, vorlag. Seither ist über diese Erscheinung von so vielen Seiten berichtet, daß über die Richtigkeit der Beobachtung keinerlei Zweifel bestehen kann. Es ergab sich daher die Notwendigkeit, die Geschlechtsbeobachtung mehrere Jahre hindurch fortzuführen, da nicht jede Pflanze zur Zeit der Notierung in Vollblüte war.

Dazu kam ein zweites: Die F_1 spaltete zur Zeit der Blüte deutlich in 2 Geschlechtstypen auf: reine ♀♀ nach Art der Mutter ohne Ausbildung oder Ansatz von Antheren, ohne oder mit nur stummelartigen Staminodialansätzen; und Zwitter, deren Blüten einen hoch-

gewölbten Fruchtboden mit Samenanlagen und vollausgebildete gut-stäubende Antheren trugen. Die ♀ Blüten waren durchweg kleiner als die ♂-Blüten, obgleich innerhalb beider Geschlechter groß- und kleinblütige Formen mit allen Zwischengrößen vorkamen. Es zeigte sich aber zur Zeit der Reife, daß mit vereinzelt Ausnahmen, die besonders vermerkt sind, alle ♀♀ fertil sind, daß der Ansatz der Zwitter aber in weiten Grenzen zwischen vollfertil und völlig steril schwankt. Da aber der Ansatz naturgemäß von den Außenbedingungen, besonders der Kräftigkeit der Pflanze abhängen kann, so waren auch hierfür Aufzeichnungen aus mehreren Jahren erforderlich.

Der Ansatz ist in folgender Abstufung notiert:

1. ++ = reich; 2. + = gut; 1 und 2 sind in den Tabellen als + zusammengefaßt; 3. | = „wenig“ oder „schwach“, wenn die Pflanze im allgemeinen weniger Beeren trug; dies konnte verursacht sein dadurch, daß die Pflanze schwächer geblüht hatte oder dadurch, daß die späteren Blüten nicht mehr ansetzten; 4. schwach vereinzelt (abgekürzt |vz.), wenn nur einzelne Beeren sich entwickeln; 5. ÷, wenn gar kein Ansatz vorhanden ist.

Bei der Bearbeitung der Protokolle waren folgende Punkte zu beachten:

a) Im allgemeinen stimmen die Angaben der 3 Jahre (z. T. durch spätere Notierungen bestätigt) überein.

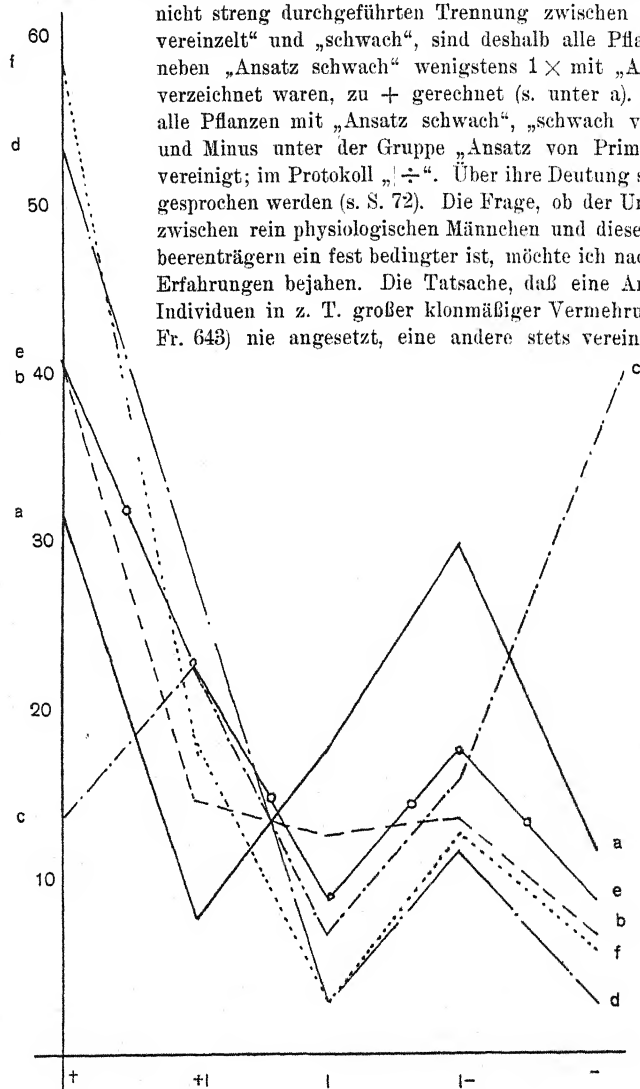
Wenn 2 Jahre übereinstimmen und die 3. Angabe den beiden anderen graduell nahe steht, so gilt für die Einreihung die mehrfach beobachtete. Das trifft insbesondere dann zu, wenn einmal ein „schwach“ neben „stark“ steht, da der Ansatz wie gesagt sehr stark von der Kräftigkeit der Pflanze — diese wiederum besonders von der Überwinterung — abhängig ist. Es wurden deshalb nach den Angaben der 3 Jahre alle Pflanzen, die mindestens 2 × oder bei 2 Angaben mindestens 1 × mit „Ansatz +“ notiert waren, unter der Bezeichnung + zusammengefaßt, und damit die Annahme gemacht, daß sie potentiell zur Entwicklung aller Beeren befähigt sind. Es sind 55 Pflanzen. Zu diesen kommen noch weitere 12, die 1 Jahr +, 2 Jahre | getragen haben (s. sub c).

b) Eine gewisse und zwar geringe Anzahl von Pflanzen hat trotz reicher Blüte niemals angesetzt, dabei sind einzelne durch 6 Jahre, 1924—1929, klonmäßig vermehrt; sie sind also physiologisch als reine ♂♂ anzusehen, trotz der morphologischen Ausbildung als Zwitter (÷ in den Protokollen).

c) Unter den zwittrigen Pflanzen mit schwachem Ansatz findet sich außer den unter 1. beschriebenen eine 2. Gruppe, die im 1. Jahre noch nicht so scharf erkannt und deshalb erst in späteren Jahren mit Sicherheit abgetrennt wurde. Diese Gruppe setzt nur vereinzelt Beeren an; es zeigte sich dabei, daß diese Einzelbeeren, im Gegensatz zu dem sporadisch über alle beliebigen Blüten verstreuten Ansatz der Fr. 1, fast durchweg aus den Blüten I. Ordnung, selten noch aus denen II. Ordnung hervorgehen, weshalb sie als Primärbeeren bezeichnet wurden. Sie sind fast stets vollentwickelt und vollsamig, sehr selten wenigsamig und schlecht entwickelt, wie etwa die Beeren von Fr. 2, und in der Kreuzung 6 × 10 (s. Fig. 7).

Auch dieser Ansatz ist natürlicherweise stark von Außenbedingungen abhängig, viele Pflanzen tragen deshalb Einzelbeeren nur in 1 oder 2 der 3 Jahre, in den anderen fällt der Ansatz aus. Solche könnten bei kurzer Beobachtung zu der unter b) beschriebenen Gruppe gezählt werden. Wegen der im 1. Jahre noch

nicht streng durchgeführten Trennung zwischen „schwach vereinzelt“ und „schwach“, sind deshalb alle Pflanzen, die neben „Ansatz schwach“ wenigstens 1 \times mit „Ansatz +“ verzeichnet waren, zu + gerechnet (s. unter a). Dagegen alle Pflanzen mit „Ansatz schwach“, „schwach vereinzelt“ und Minus unter der Gruppe „Ansatz von Primärbeeren“ vereinigt; im Protokoll „ $\frac{1}{2}$ “. Über ihre Deutung soll später gesprochen werden (s. S. 72). Die Frage, ob der Unterschied zwischen rein physiologischen Männchen und diesen Primärbeerenträgern ein fest bedingter ist, möchte ich nach meinen Erfahrungen bejahen. Die Tatsache, daß eine Anzahl von Individuen in z. T. großer klonmäßiger Vermehrung (z. B. Fr. 643) nie angesetzt, eine andere stets vereinzelte Pri-



Kurve II.

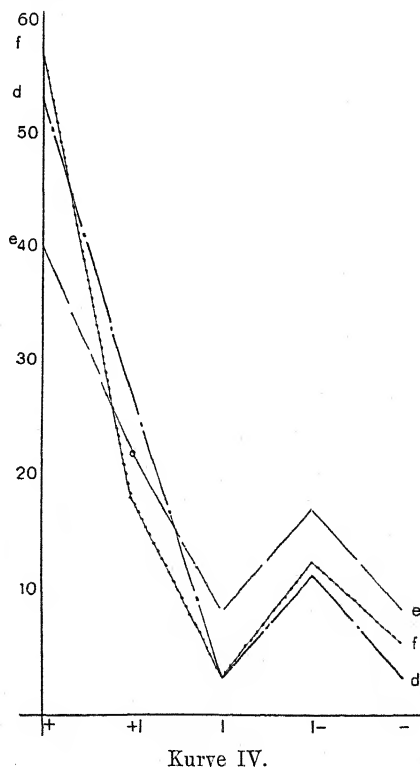
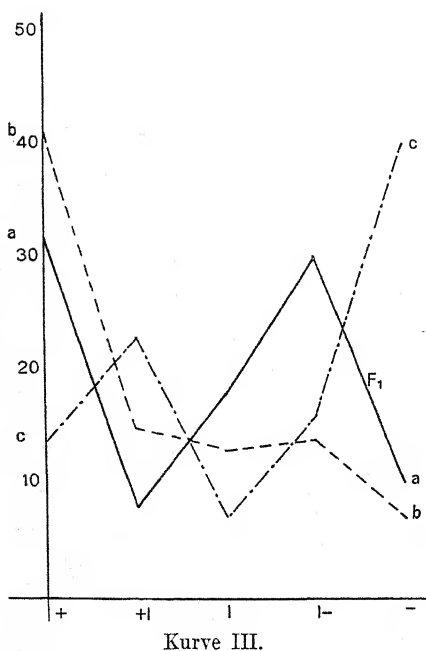
märbeeren getragen hat, während die vollansetzenden hiervon sich scharf unterscheiden lassen, spricht für eine feste genetische Bedingtheit.

Die Auszählung ergibt 169 ♀♀:169 ♂♂, also genau 1:1. Alle ♀♀ sind vollansetzend; bei 12 unter ihnen war der Ansatz in 1 Jahr schwach, aber in den beiden anderen stark; dies ist nach dem oben Gesagten als Modifikation von „stark“ (+) anzusehen. Weibchen mit alleinigem Ansatz an den Blüten I. Ordnung kamen in dieser F_1 nicht vor.

Von den ♂♂ sind:

$$\begin{array}{ccccc} + & +| & | & | \div & \div \\ 55 & : 13 & : 30 & : 51 & : 20 \end{array}$$

Kurve IIa und IIIa zeigen die Verteilung der Fertilitätstypen unter den Zwittern. 55 = 32,5 Proz. haben alle 3 Jahre gut angesetzt; mit Einschluß der 13 (+|) Individuen sind es 68 = 40,2 Proz.; nur 20 = 11,8 Proz. sind durch alle



3 Jahre ohne Ansatz geblieben. Die Zahl der „schwach, vereinzelt“ ansetzenden ist dagegen wiederum groß: 51 = 30 Proz.

So entsteht die Kurve IIIa mit 2 deutlichen Maxima.

In dieser F_1 ist es mir, wie gesagt, nicht möglich, die Gruppen | und |÷ scharf zu trennen, weil die Aufzeichnungen aus einer Zeit

stammen, in der die Grenzen und die unterscheidenden Merkmale nicht scharf erkannt wurden. Die weitere Erfahrung und wachsende

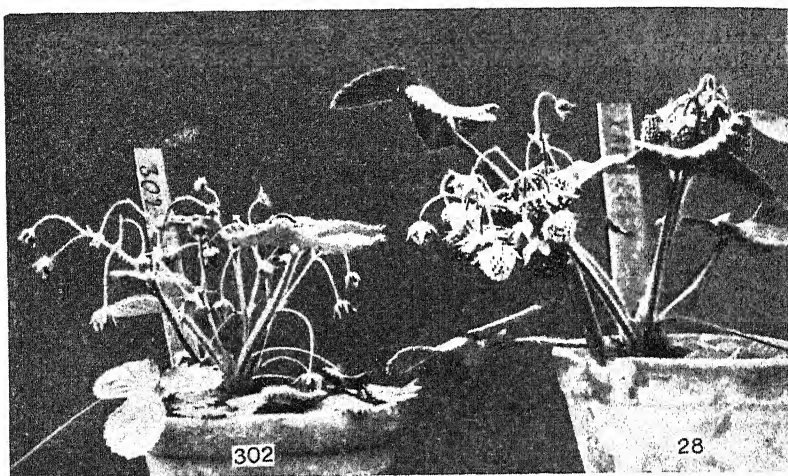


Fig. 4. Fertilitätsstufen der Zwitter. 302 = physiologisch rein ♂, 288 = ♀ vollfertil ¹⁾.

Sicherheit in der Beurteilung der Typen hat mich zu der Ansicht geführt, daß man in dieser Kreuzung mit folgenden natürlichen Gruppen wird rechnen müssen:

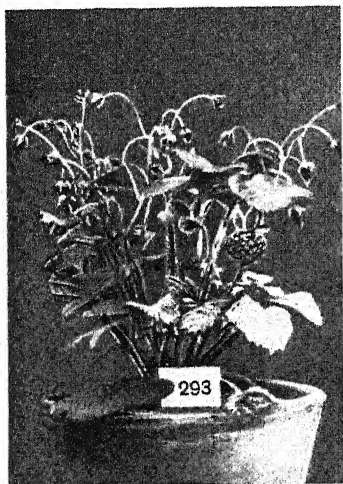


Fig. 5. Pflanze mit Primärbeere.

1. Reine Zwitter — alle Blüten setzen an. Daß in der 1. Gruppe genetisch verschiedene Fertilitätsgrade (Ertragsstufen des Züchters) vorkommen, bedarf kaum der Erwähnung; es ist für die vorliegende Frage von untergeordneter Bedeutung (Fig. 4, Fr. 288).

2. Pflanzen mit regelmäßigem Ansatz von Primärblüten (bzw. Ersatz derselben durch Sekundärblüten) (Fig. 5, Fr. 293).

3. Pflanzen, die nie ansetzen, also physiologisch reine ♂♂ sind (Fig. 4, Fr. 302).

Es wird Sache weiterer genetischer und zytologischer Unter-

¹⁾ 288, nicht 28 wie oben.

suchungen sein, die Ursachen hier für festzustellen. Die Faktoren, die diesen Unterschied bedingen, sind als Fertilitäts- bzw. Sterilitätsfaktoren zu bezeichnen — und scharf von den Geschlechtsfaktoren (Realisatoren) zu unterscheiden; sie wirken neben ihnen — und wirken sich (in diesen Kreuzungen) nur in den Hermaphroditen aus; denn: die Weibchen sind alle voll fertil. Es sind innere, nicht äußere Faktoren, die diese Unterschiede bedingen; die scheinbar fließende Reihe aber kommt modifikativ durch Verwischung der Grenzen zustande.

Aus den oben angegebenen Gründen wurde in den Tabellen die Gruppe „schwach“ (I) einstweilen beibehalten.

Im folgenden sind eine Reihe genetischer Analysen gegeben (hierzu Tab. 3 und Kurve II—IV). Es wurde eine F_2 aus nachstehenden Geschlechts- und Fertilitätskombinationen gezogen:

1. ♀ mit Vollansatz, selbst (Krz. 2—4),
2. ♀ mit Primärbeerenansatz, selbst (Krz. 7),
3. ♀ mit ♂-Trieben, die ♂-Blüten selbst (Krz. 5 und 6),
Fr. 387 Ansatz +, Fr. 281 Ansatz +|,
4. ♀ × ♂ mit Primärbeerenansatz (Krz. 8).

Das Resultat ist aus Tab. 3 ersichtlich.

2 vollfertile Zwitter gaben nur Zwitter — aber von sehr verschiedener Fertilität (Krz. 2 und 4); ebenso hat die fast sterile Pflanze Fr. 27 aus Selbstung nur Zwitter gegeben (Krz. 7). Die Selbstungen der Zwitterblüten an ♀-Pflanzen geben ♀♀ und ♂♂ im Verhältnis 1:1; ebenso die Kreuzung ♀ × ♂ fast steril. Überraschend ist die Tatsache, daß der Zwitter 378 bei Selbstung in ♀ × ♂ aufspaltet; das Verhältnis 6:6 ist bei der geringen Zahl von Pflanzen beachtenswert. Es wird darauf noch zurückzukommen sein (s. bei Geschlechtswechsel S. 87).

In allen Kreuzungen mit Aufspaltung sind die ♀♀ vollfertil wie in F_1 ; die in S. 25,57 unter 172 ♀♀ beobachteten 7 Ausnahmen sind folgendermaßen notiert:

3 Pflanzen, Ansatz		oder ÷ im 1. Jahr; dann eingegangen,
2 " "		÷ durch 3 Jahre,
2 " "		oder vz. oder ÷.

Diese wenigen Ausnahmen, deren letzte ich nicht erklären kann, vermögen an dem Gesamtergebnis nichts zu ändern, daß die ♀♀ in diesen Kreuzungen vollfertil sind. Dagegen zeigen die Zwitter, obgleich sie morphologisch ununterscheidbar sind, sehr verschiedene Fertilität, die dieselben Abstufungen von vollfertil zu vollsteril erkennen läßt, wie F_1 .

Tabelle 3. Fr. 6 × Fr. 3; hierzu Kurven II—IV.

Kreuzung	Nr.	Saat-Nr.	Gene-ration	Eltern	Geschlecht der Eltern	Ansatz der Eltern	Anzahl Pflanzen	Geschlecht der Nachkommen	Ansatz der Zwitter	Ansatz der Zwitter				in Proz.				Kurve
										absolut	+	+	+	+	+	+	+	
1	22,3		F ₁	6 × 3	♀ × ♂	+	338	169 ♀: 169 ♂	+	bis ÷	55	13	51	20	32,5	7,7	17,7	11,8
2	25,58		F ₂	377 s.	+	+	141	alle ♀	+	bis ÷	58	21	18	24	41,1	14,9	12,7	7,1
3	25,59		"	378 s.	+	+	12	6 ♀: 6 ♂	+	bis +	35	1	—	3	—	—	—	II a, III a
4	25,60		"	383 s.	+	+	35	alle ♀	+	bis +	35	—	—	—	—	—	—	II b, III b
5	25,62		"	387 s.	♀ mit Trieb; ♂ s.	+	142	70 ♀: 72 ♂	+	bis ÷	39	20	2	9	54,3	27,8	2,8	IV d
6	25,57		"	281 s.	♀ mit Trieb; ♂ s.	+	371	172 ♀: 199 ♂	+	bis ÷	82	40	17	36	41,2	23,1	8,5	18,1
7	25,56		"	27 s.	♀ × ♂	+	43	alle ♀	÷	bis +	6	10	3	7	13,9	23,2	7	16,3
8	25,63		"	387 × 382	♀ × ♂	+	143	74 ♀: 69 ♂	+	bis ÷	41	13	2	9	59,4	18,9	2,9	13,0
																		IV e, III e
																		IV f

Deutlich zeigt sich eine Aufspaltung in verschiedene Fertilitätsgruppen. Krz. 4 ist einheitlich vollfertil, ist also für die oder einen der Sterilitätsfaktoren ¹⁾ homozygot ²⁾.

Die anderen zeigen verschiedene Verteilung der Frequenz in den einzelnen Gruppen, deren Zustandekommen durch eine Aussonderung bestimmter Sterilitätsfaktoren erklärt werden kann. Dabei ist bemerkenswert, daß im großen und ganzen die Kurven denselben Charakter aufweisen wie F₁. Überall liegt das Maximum der Frequenz bei den vollfertilen Zwittern; sie machen in den einzelnen Kreuzungen 37—87 Proz. der Zwitter aus (s. Tab. 14 S. 75, vorletzte Spalte). Ein 2. Maximum liegt bei $\frac{1}{2}$ Zwitter, die trotz reicher Blüte durch 3 Jahre überhaupt nicht angesetzt haben, machen 32—40 Proz. der Gesamtzwitter aus. Wie in F₁ ausgeführt, sehe ich Klasse IV der Kurven als eine besondere genetische Stufe an, obgleich sie neben Pflanzen mit Primärbeerenansatz steht, die in der ganzen Beobachtungszeit beispielsweise nur 1 oder 2 Beeren getragen haben.

¹⁾ Oder Fertilitätsfaktoren; dominant = fertil, recessiv = steril.

²⁾ Es sei nebenbei bemerkt, daß die 35 Pflanzen zählende Familie durch alle 4 Beobachtungsjahre hindurch einen etwas kümmerlichen Eindruck machte, trotzdem aber Vollansatz hatte.

Die Kurven IVd, e, f zeigen unter sich eine fast völlige Übereinstimmung; d und e sind hervorgegangen aus Selbstung einer ♂-Blüte an einem vollfertilen ♀-Stock, f aus der Kreuzung ♀ \times ♂ schwach fertil.

Ganz abweichend von allen anderen verläuft Kurve IIIc; sie repräsentiert die aus Selbstung gewonnene Nachkommenschaft eines fast sterilen Zwitters, Fr. 27. Daß dieser Typus nicht öfter geprüft ist, liegt daran, daß die immer aufs neue wiederholte Selbstung solcher Individuen fast nie angesetzt hat. Um so bemerkenswerter ist das Resultat. Auch hier sind alle Klassen, auch die voll fertilen, vertreten; aber die Frequenz in den einzelnen Klassen ist gerade umgekehrt, gering auf der Plusseite, ansteigend nach der Minusseite; 13,9 Proz. haben Vollansatz, 39,6 Proz. waren durch alle 3 Jahre steril (1927—1929). Es überträgt also der vollfertile Zwitter die Tendenz zu Vollansatz, der stark sterile Zwitter (mit Primärbeerenansatz) dagegen die Tendenz zu Sterilität. Dieses Resultat ist bemerkenswert im Vergleich mit der Nachkommenschaft aus der sehr schwach fertilen F_1 aus Fr. 4 \times 1, die eine F_2 -Familie mit ebenso stark herabgesetzter ♀-Fertilität gab, wie sie die Mutter kennzeichnete (s. S. 19). Während jene Familie einheitlich im Grade ihrer Sterilität ist, sind die einzelnen Pflanzen der Kreuzung 7 untereinander ebenso charakteristisch verschieden wie die der umgekehrt frequenten Familien. Konnte man also in 4 \times 1 von der Konstanz eines bestimmten niedrigen Fertilitätsgrades sprechen, so liegt hier nur die Vererbung einer Tendenz vor.

Den gleichen Schluß muß man bei Vergleich der Kreuzungen 1 (F_1) und 8 ziehen. Bei Kreuzung mit dem voll fertilen Weibchen macht sich die Tendenz des schwach fertilen Männchens nicht geltend; es resultiert genau die gleiche Kurve wie aus ♀ \times ♂ vollfertil. Es ist daraus zu folgern, 1. daß das ♀ nicht einfach Vollfertilität vererbt, sondern die Tendenz zu Vollfertilität, und 2. daß diese Tendenz epistatisch (dominant?) ist über die Tendenz zu schwacher Fertilität.

Bezüglich der Fertilität der zwittrigen Nachkommen ist das Resultat das gleiche, einerlei, ob nur Weibchen oder ♂♂ + ♀♀ gebildet werden. Diese Tatsache beweist wohl am besten, daß die beobachtete Abstufung nicht ein Ausdruck des Geschlechts ist, sondern durch besondere Faktoren für Sterilität hervorgerufen wird. Die nicht ansetzenden ♂ Pflanzen sind, als Geschlechtstypus betrachtet, mit den fertilen Zwittern zusammen den Weibchen als Allele gegenüberzustellen.

Die weitere Diskussion dieser Ergebnisse muß bis zur Darstellung der übrigen Kreuzungen zurückgestellt werden (s. S. 66).

B und C.

An die Kreuzung 6×3 schließen sich in bezug auf die Aufspaltung nach dem Geschlecht 2 weitere Familien innerhalb der oktoploiden Reihe an, die in größeren Nachkommenschaften verfolgt sind und im wesentlichen dieselben Gesetzmäßigkeiten zeigen. Sie werden deshalb hier angeschlossen, obgleich ihr Ursprung einen ganz abweichenden Erbgang erwarten ließ, worüber später berichtet werden soll (s. bei Reihenkreuzungen S. 98). Bei gleicher Mutter (Fr. 6) ist die Vaterpflanze unbekannt. Die F_1 ist beidemal nur klein, aber es sind in ihr bereits alle in 6×3 gefundenen Stufen vertreten.

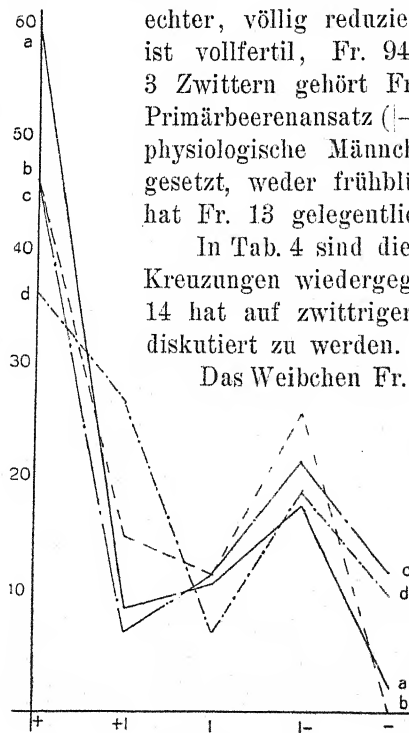
B. Fr. 6 [\times Fr. 7].

(Hierzu Tab. 4 und Kurve V.)

F_1 (S. 19,14) besteht nur aus 5 Pflanzen, davon 2 ♀♀ und 3 ♂♂. Die Weibchen Fr. 12 und Fr. 94 sind morphologisch rein ♀, mit echter, völlig reduzierter Staminodialbildung. Fr. 12 ist vollfertil, Fr. 94 ging früh zugrunde. Von den 3 Zwittern gehört Fr. 13 zur Gruppe: Pflanzen mit Primärbeerenansatz (—); Fr. 14 und Fr. 95 zu Gruppe V physiologische Männchen; sie haben bisher nie angesetzt, weder frühblühend noch geselbstet. Dagegen hat Fr. 13 gelegentlich auch bei Selbstung angesetzt.

In Tab. 4 sind die mit dieser Sippe vorgenommenen Kreuzungen wiedergegeben (Krz. 9—16). Die Kreuzung 14 hat auf zwittriger Seite zu wenig Individuen, um diskutiert zu werden.

Das Weibchen Fr. 12 wurde sowohl mit Geschwisterpollen von Fr. 13 als von Fr. 14 belegt. In den hieraus resultierenden Familien (Krz. 12 und 13) treten wieder alle 5 in 6×3 beobachteten Sterilitätsstufen der Zwitter auf — und zwar in derselben dort beobachteten Verteilung mit Maximum in Gruppe I und IV, während die ♀♀ wiederum vollfertil sind. Ebenso wie in 6×3 ist also das Resultat dieser



Kurve V.

beiden Bestäubungen, unabhängig vom Sterilitätsgrade des Pollenelters, das gleiche, was noch deutlicher wird, wenn man die schwer zu trennenden Gruppen + und +| zusammenschlägt.

$$12 \times 13 = 54:12,6:21,6:11,7 \text{ Proz.}$$

$$12 \times 14 = 63,4:7,8:19,5:9,8 \text{ „}$$

Sehr merkwürdig ist es aber, daß Fr. 13 (—) bei Selbstung das gleiche Bild der Verteilung gibt, daß auch hier die voll fertilen Zwitter in der Überzahl sind und nicht, wie bei Fr. 27 selbst aus 6×3 die Tendenz sich geltend macht, den schwach fertilen Elterntypus zu wiederholen. Ich habe hierfür zur Zeit keine Erklärung (s. auch Diskussion S. 77).

Das ♀ Fr. 12 hat unter Schutz angesetzt (s. S. 100) und 74 Pflanzen gegeben, davon 40 vollfertile Weibchen und 34 Zwitter, von vollfertil bis zu vereinzeltm Ansatz. Auffallenderweise findet sich in dieser Familie keine Pflanze, die durch alle 3 Jahre ganz steril geblieben ist. Dieses Beet könnte es zweifelhaft machen, ob die ÷-Pflanzen genetisch von den vereinzelt ansetzenden getrennt werden dürfen oder ob sie nur den Grenzfall darstellen. Es kann jedoch im Gegenteil auch als ein Beweis herangezogen werden, daß die Gene für ÷-Pflanzen und Primärbeerenträger unter Umständen voneinander trennbar, also zweierlei sind. Es ist aber die

7) S. bei Reihenkreuzungen.

Kreuzung Nr.	Saut-Nr.	Gene- ration	Eltern	Ge- schlecht der Eltern	Ansatz	Anzahl Pflanzen	Geschlecht der Nachkommen	Ansatz der Zwitter	Ansatz der Zwitter absolut					Ansatz der Zwitter in Proz.					Kurve
9	19,14; 20,14	F ₁	6(×7 ⁷⁾ 13 s.	♀×[♂]	+×+ +—	5	2 ♀: 3 ♂ alle ♂	÷ bis—	33	+	+	—	—	60	9,1	10,9	18	1,8	Va
10	22,19	F ₂	12 s.	♀×♂	+×+ +—	55	40 ♀: 34 ♂	÷ bis—	16	5	—	—	—	47	9,1	10,9	26,4	—	Vb
11	23,64	"	12×13	♀×♂	+×+ +—	74	42 ♀: 55 ♂	÷ bis—	19	5	4	—	—	14,7	11,7	26,4	—		
12 ^a	24,26	"	"	♀×♂	+×+ +—	97	70 ♀: 63 ♂	÷ bis—	33	8	11	10	8						
12 ^b	25,65	"	"	♀×♂	+×+ +—	133	112 ♀: 118 ♂	÷ bis—	52	14	3	4	1						
12	α+β	"	"	♀×♂	+×+ +—	230	31 ♀: 41 ♂	÷ bis—	15	11	4	—	—						
13	25,66	"	12×14	♀×♂	+×+ +—	72	15 ♀: 17 ♂	÷ bis—	3	4	—	—	—						
14	22,1	(F ₁ B)	65×13	♀×♂	+×+ +—	32	7 ♀: 2 ♂	÷ bis—	1	—	—	—	—						
15	25,67	F ₁ R?	12(×13) 12(×12 ¹)	♀×?	+×+ +—	9	1 ♀: 4 ♂	÷ bis—	1	—	—	—	—						
16	25,68	"	"	"	+×+ +—	5	"	÷ bis—	1	—	—	—	—						

Tabelle 4. Fr. 6 × [7⁷⁾]; hierzu Kurve V.

einzigste Familie, die keine ständig sterilen Individuen hat, die ich bisher beobachtet habe (s. Tab. 14 S. 75); eine Familie ohne Primärbeeren-träger, aber mit den anderen beiden Fertilitätsstufen gleichzeitig, ist nicht aufgetreten.

Zusammenfassend zeigt also die Familie 6 \times 7 folgendes, von 6 \times 3 etwas abweichendes Bild:

♂ |— selbst gibt lauter ♂♂; aufspaltend in alle Stufen mit Überwiegen der vollfertilen (60 Proz.).

♀ \times ♂ gibt ♀♀ + ♂♂ im Verhältnis 1:1; die ♀♀ sind alle fertil; die ♂♂ zeigen alle Stufen; die Frequenz, mit Überwiegen der Vollfertilen, zeigt keine erbliche Abhängigkeit vom Fertilitätstyp des Pollenelters (wie in 6 \times 3).

♀ unter Schutz angesetzt gibt ♀♀ + ♂♂ im Verhältnis 1:1; die Frequenz ist wiederum im Maximum auf der + -Seite: die \div -Klasse ist zugunsten der |—-Klasse ausgefallen.

C. 6 II.

(Hierzu Tab. 5 und Kurven VI und VII.)

Die Sippe 6II ist entstanden aus Samen, den Fr. 6 bei Beutelung im Jahre 1919 ansetzte (s. bei Reihenkreuzungen S. 100). 19 Samen gaben 8 Pflanzen (Fr. 58—65), 3 ♀♀ und 5 ♂♂; die ♀♀ sind vollfertil, von den ♂♂ sind 4 vollfertil, 1 mit Primärbeerenansatz (Fr. 62).

Diese Familie zeigt in besonders reichem Maße die Erscheinung der Geschlechtsumwandlung (s. S. 84). 1924 trug in Topfkultur der Zwitter Fr. 60 einen ♀ Sproß (60 b A), die Weibchen 63 und 65 je einen ♂ Sproß.

Von diesen Individuen sind zahlreiche F_2 -Familien gewonnen, in der Hoffnung, dadurch eine Entscheidung über die Frage Parthenogenese oder Fremdbestäubung, bzw. über den vermutlichen Pollenelter zu finden (s. S. 100). Hier soll die Sippe nur für die Geschlechtsvererbung ausgewertet werden.

Es sind 13 F_2 -Familien (Krz. 18—30), 1 Rückkreuzung (Krz. 31) und 7 F_3 -Familien (Krz. 32—38) untersucht, wiederum in möglichst verschiedenen Kombinationen. Dabei ist auf die Umwandlungsweibchen und -zwitter besonders geachtet worden.

I. ♂ vollfertil selbst.

Die vollfertilen Zwitter 59, 60, 61 und 64 zeigen in der Frequenz der Fertilitätsgruppen ihrer Nachkommenschaft ein sehr verschiedenes Bild.

Fr. 59 gibt bei Selbstung 301 ♂♂; davon sind 77 ♂♂ auf den Ansatz durch 2—3 Jahre beobachtet. Er verteilt sich zwischen + und \div in ähnlicher Weise wie in 6 \times 3 (Krz. 18 Kurve VIa).

Tabelle 5. Fr. 6II; hierzu Kurven VI und VII.

Kreuzung Nr.	Saat-Nr.	Gene-ration	Eltern	Ge-schlecht der Eltern	Ansatz der Eltern	Anzahl Pflanzen	Geschlecht der Nachkommen	Ansatz der Zwitter	absolut	Ansatz der Zwitter in Proz.	Kurve
17	19,6	F ₁	6 ♂ × ?	♂ × ?	++	8	3 ♂:5 ♀ alle ♀	+ bis +	4	7	—
18	22,16; 24,3	F ₂	59 s.	♂ × ?	++	301 (77)	alle ♀	+ bis +	38	11	—
19	22,18; 25,73	"	61 s.	♂ × ?	++	65	alle ♀	+ bis +	51	6	—
20	22,17; 25,71	"	60 s.	♂ × ?	++	72	alle ♀	+ bis +	72	3	—
21	24,8—10	"	64 s.	♂ × ?	++	159	alle ♀	+ bis +	159	—	—
22	24,5—7; 14	"	63 s.	♂ × ?	++	15	alle ♀	+ bis +	15	—	—
23	24,16	"	62 × 61	♂ × ?	++	32	alle ♀	+ bis +	32	—	—
24	24,20	"	64 × 61	♂ × ?	++	35	alle ♀	+ bis +	35	—	—
25	25,72	"	60b A ¹ (s.?)	♂ × ?	++	166	alle ♀	+ bis +	30	21	—
26	25,74	"	65 (s.?) ¹⁾	♂ × ?	++	78	81 ♂:85 ♀ 36 ♂:42 ♀	+ bis +	17	13	—
27	25,35	"	65a × 119 ¹⁾	♂ × ?	++	132	71 ♂:61 ♀	+ bis +	27	10	—
28	24,15	F ₂	58 × 59	♂ × ?	++	224	105 ♂:109 ♀	+ bis +	45	40	—
29	24,18	"	60 ♂ × ?	♂ × ?	++	43	20 ♂:23 ♀	+ bis +	45	40	—
30	24,17	"	60 ♂ × 62	♂ × ?	++	17	5 ♂:12 ♀	nicht notiert	—	—	—
31	24,13	F ₁ R	6 × 62	♂ × ?	++	5	2 ♂:3 ♀	sehr verschieden	—	—	—
32	25,75	F ₃	171 s.	♂ × ?	++	102	alle ♀	alle +	—	—	—
33	25,76	"	172 s.	♂ × ?	++	9	alle ♀	alle +	—	—	—
34	25,77	"	185 s. Zw.	♂ × ?	++	13	2 ♂:11 ♀	+ bis +	3	0	—
35	25,79	"	207 s.	♂ × ?	++	30	alle ♀	+ bis +	—	—	—
36	25,80	"	371 s.	♂ × ?	++	65	alle ♀	+ bis +	—	—	—
37	25,78	"	195 × 187	♂ × ?	++	30	alle ♀	+ bis +	—	—	—

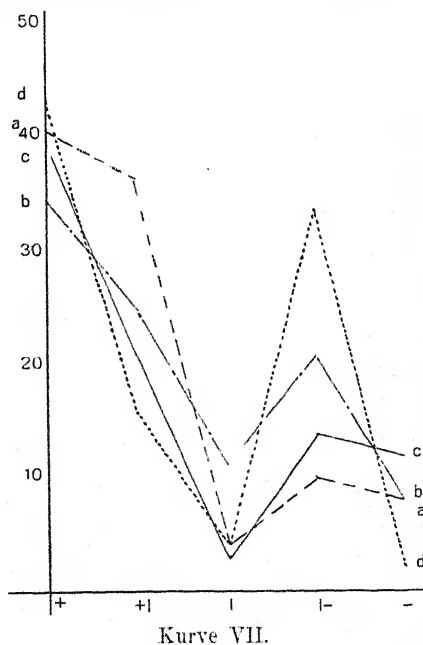
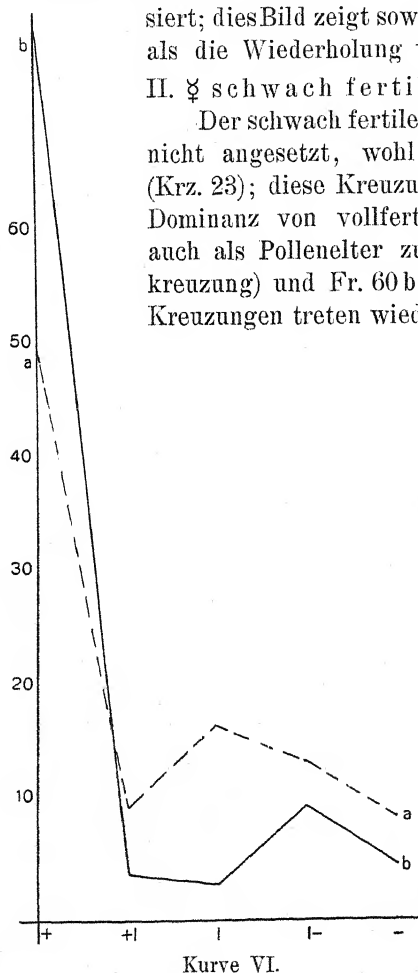
1) Siehe S. 100.

Fr. 60 und Fr. 64 gaben lauter fertile ♂ Nachkommen (72 bzw. 159).

Fr. 61 dagegen zeigt eine starke Verschiebung nach der $+$ -Seite hin, indem 51 von 65 = 78,5 Proz. vollfertil sind (Krz. 19 u. Kurve VI b); trotzdem sind die wenigen $|-$ und $+-$ -Individuen deutlich charakterisiert; dies Bild zeigt sowohl die Aussaat von 1922 (27 Pflanzen) als die Wiederholung von 1925 (38 Pflanzen).

II. ♂ schwach fertil.

Der schwach fertile Zwitter Fr. 62 ($|-$) hat bei Selbstung nicht angesetzt, wohl aber bei Bestäubung mit Fr. 61 (Krz. 23); diese Kreuzung gibt 32 vollfertile Zwitter (also Dominanz von vollfertil, vgl. Krz. 8). Fr. 62 ist aber auch als Pollenelter zur Bestäubung von Fr. 6 ♀ (Rückkreuzung) und Fr. 60 b A ♀ verwendet worden. In diesen Kreuzungen treten wieder schwach fertile neben vollfertilen



auf. Auch dies Ergebnis bestätigt, daß Fr. 6 bezüglich der Sterilitätsfaktoren nicht homozygot ist (Krz. 30 u. 31).

III. ♂ vollfertil \times vollfertil

gibt in 2 F_2 - und 1 F_3 -Familie nur vollfertile Pflanzen (Krz. 24, 37).

IV. ♀ × ♂ (Krz. 28—31).

Eine große Familie Fr. 58 × 59 ♂ (Kurve VII a) gibt, wie zu erwarten, 1 ♀:1 ♂ (105:109). Die Zwitterkurve 45:40:4:11:9 ist wiederum durch die Überzahl der +- und +|- Individuen gekennzeichnet.

Der ♀ Trieb aus ♂ 60 wurde mit Pollen der Stammpflanze (am gleichen Stock) bestäubt und gab hieraus 20 ♀♀:23 ♂♂; mit Pollen des schwach fertilen ♂ 62 bestäubt: 5 ♀♀:12 ♂♂. Der ♀ Sproß erwies sich also als genetisch weiblich (s. S. 85).

V. ♀ unter Schutz angesetzt (Krz. 25 u. 26).

Derselbe ♀ Sproß trug, gebeutelt, 1 Beere, die 81 ♀♀:85 ♂♂ hervorbrachte (Kurve VII b). In einem zweiten Fall von Ansatz bei Einschluß einer ♀ Blüte gab Fr. 65 36 ♀♀:42 ♂♂ (Kurve VII c). In beiden Familien spalten die ♂♂ in der für 6 × 3 charakteristischen Frequenzkurve.

Hieran schließt sich die Bestäubung von ♀ 65 a mit Pollen von Fr. 119 (s. bei Reihenkreuzungen) die 71 ♀♀:61 ♂♂ ergab (Krz. 27). Hier ist die vorletzte Gruppe (|-) auf Kosten der durchgehends sterilen Individuen stark vermehrt, ähnlich wie bei Fr. 12 (Krz. 11) (Diskussion s. dort S. 31). (Kurve VII b.)

F₃ aus Fr. 59s.

Aus der Familie Fr. 59s. sind 4 F₃-Familien aus Selbstung fertiler Zwitter, eine aus Kreuzung zweier fertiler Zwitter und eine aus Selbstung des (|-) schwach fertilen Zwerges Fr. 185 gewonnen (Tab. 6). Die Familie bietet viel Eigenartiges.

Tabelle 6. F₃ aus Fr. 59.

59 ♀ + gibt geselbstet 301 ♀♂ + 38:8:13:11:7 (Krz. 18)					
171 + normal Krz. 32 102 ♀ starke Antheren- reduktion schwach Ans. +	172 + normal Krz. 33 9 ♀ starke Antheren- reduktion schwach Ans. +	185 Zwerg Krz. 34 2 ♀:11 ♂ Blüten normal 10 Zw.:3 n. ♀ = 3:4:0:3:0 + + - -	195 + Zwerg × Halbw. Krz. 37 30 ♀ Blüten normal kräftig	187 + Zwerg × Halbw. Krz. 37 30 ♀ Blüten normal kräftig	207 + Zwerg Krz. 35 30 ♀ Blüten normal kräftig
371 + normal Krz. 36 65 ♀ Blüt. nicht normal kräftig +					

Die fertilen Pflanzen gaben alle ausschließlich Zwitter, zwei von ihnen eine F₃ mit starker Tendenz zur Antherenreduktion; da

beide Familien durchweg schwache Individuen besaßen, so ist diese Reduktion der Antheren, die an einzelnen Blüten bis fast zur völligen Unterdrückung führt, als Ausdruck der konstitutiven Schwäche anzusehen. Die Pflanzen sind Zwitter von schwacher Konstitution. Krz. 32 enthält Zwergtypen (Taf. 3 unten).

Die Zwitter in den drei anderen Familien sind kräftig und setzen voll an. Die Anzahl ist aus Tab. 6 zu ersehen.

Ein ganz abweichendes Bild zeigt die Nachkommenschaft des Zwerges 185. Fr. 185 ist eine echte Zwergpflanze, die von 1923 bis 1924 als Zwerg gelebt, 1924 5 Blüten gehabt hat, wovon 1 Beere mit nur 20 Samen gewonnen wurde. Hieraus erwachsen 10 Zwerge (1929 noch typisch) und 3 normale Pflanzen von ähnlichem Typ wie Fam. 171. 11 Pflanzen sind Zwitter mit normal entwickelten Antheren, 2, und zwar 1 Zwerg und 1 normale Pflanze sind weiblich. Diese Bestimmung ist gleichmäßig durch alle 3 Jahre, in denen die Pflanzen geblüht haben; der Ansatz ist bei beiden gut.

Unter den Zwittern dieser Familie macht sich die von der (Zwerg-) Mutter ererbte Tendenz zu geringerer Fruchtbarkeit geltend. Abweichend von den Nachkommen aus fertilen ♂♂, die alle fertil sind, finden sich hier die Stufen $+$, $+\mid$, sowie sehr scharf ausgeprägt, Pflanzen mit vereinzelt Primärbeerenansatz.

Fällt die Abstufung der Fertilität in den Rahmen des sonst in der Familie beobachteten (Fr. 59 selbst zeigt sie), so ist für das Auftreten der beiden ♀♀ zur Zeit noch keine sichere Erklärung zu geben; sie dürften einen extremen Fall von Geschlechtsumwandlung bedeuten (s. dort). Daß sie fertil sind, läßt auf geno-, nicht phänotypische Umwandlung schließen; dies soll geprüft werden.

Faßt man die 3 fertilen Kreuzungen der Oktoploidreihe 6×3 , $6 (\times 7)$ und $6 II$ zusammen, so ergeben sich für die Fertilität der Zwitternachkommen folgende Gruppen (s. Tab. 14 S. 75):

1. Alle Nachkommen sind Zwitter mit Vollansatz.
2. Der Ansatz der Zwitter schwankt von $+$ bis \div , und zwar in der Frequenzverteilung mit Hauptgipfel bei $+$ und einem starken 2. Gipfel bei $\mid-$:

$+$ und $+\mid$ = 60 Proz.; $\mid-$ = 14–34 Proz.

3. Die Zwitter zeigen Ansatz von $+$ bis \div mit starkem Überwiegen der vollfertilen; der 2. Gipfel tritt stark zurück:

$+$ und $+\mid$ = 79–83 Proz.; $\mid-$ = 9–13 Proz.

Die nach 2. und 3. aufspaltenden Zwitter treten sowohl allein als zusammen mit Weibchen auf.

4. Alle Nachkommen sind Zwitter; der Ansatz schwankt von + bis ÷ mit starkem Überwiegen der |—- und ÷-Individuen:

|— = 16 Proz.; ÷ = 39 Proz.

Bisher mit Sicherheit nur in 1 Familie gefunden.

b) Eine sterile Kreuzung zwischen oktoploiden Sippen.
Fr. 6 × Fr. 10, *grandiflora*-Sippe Marienfelde ♀ × *chiloensis* ♂.

Beide Elternpflanzen haben sich durch 10 Beobachtungsjahre in Klonvermehrung als völlig rein getrenntgeschlechtig erwiesen: Fr. 6 (s. oben) weiblich vollfertil, Fr. 10 physiologisches Männchen, morphologisch zwittrig, ohne jede Spur von Ansatz.

Die Kreuzung gelang zweimal und kam unter S. 22,5 und S. 24,12 zur Aussaat; 69 + 266 Samen geben 45 + 159 Keimlinge = 204 von 335 = 61 Proz.

Die aus der Kreuzung 6 × 3 erschlossene Heterozygotie von Fr. 6 macht sich auch in 6 × 10 geltend, ohne daß aus der F₁ über die genetische Konstitution von Fr. 10 mit Sicherheit etwas ausgesagt werden kann; doch lassen Rückkreuzungen (s. unten) darauf schließen, daß auch Fr. 10 keine reine Sippe darstellt. Jedenfalls ist diese F₁, mehr als die von 6 × 3, uneinheitlich und bildet eine Reihe mehr oder weniger mutter- oder vaterähnlicher Intermediär- oder besser: Kombinationstypen. Das gilt sowohl für das Blatt wie für die Blüte. Auch hier traten Zwergkeimlinge auf, die, soweit sie nicht eingingen, sich allmählich zu normalen Pflanzen auswuchsen. Die Kreuzung sollte vor allem für das Geschlecht ausgewertet werden; bei der wiederum mehrjährigen Protokollierung ergaben sich einige Schwierigkeiten:

1. Die Blüte der meist sehr kräftigen Pflanzen war gleichwohl z. T. sehr gering, so daß die Anzahl Pflanzen, die blühen, in den einzelnen Jahren verschieden ist.

2. Im Laufe der Jahre wintern eine sehr große Anzahl aus, besonders 1927/28.

3. Viele Individuen zeigen Geschlechtsumwandlung (s. S. 83). Diese ist z. T. am Einzelindividuum als gleichzeitiges Auftreten ♀ und ♂ Blüten beobachtet, z. T. macht sie sich — wegen der geringen Zahl von Blüten an einer Pflanze — durch verschiedene Bestimmung des Geschlechts in aufeinanderfolgenden Jahren geltend.

Zählt man alle Individuen, von denen mindestens eine Geschlechtsangabe vorliegt, zusammen, so ergeben sich für die Jahre 1924—1929:

	♀ : ♂ : Individuen mit schwankenden Angaben
aus S. 22,5	16 : 13 : 12
24,12	61 : 49 : 8
zusammen	77 : 62 : 20

Wenn auch nicht durchweg, so sind doch die Individuen mit schwankendem Geschlecht vorwiegend ♂♂ — das gilt besonders für Pflanzen, die zuerst als ♀ mit Antherenrudimenten bezeichnet, später vielfach deutlich zwittrig wurden.

Die gute Kreuzbarkeit, die gleiche Chromosomenzahl ($n=28$) und die Ähnlichkeit des Typus der Elternsippen, der feste Ausdruck der Diözie, durch den gerade diese Sippen, im Gegensatz zu anderen des Sortimentes (Fr. 2 und 18), gekennzeichnet sind, ließen ein einfaches Resultat in der Geschlechtsaufspaltung erwarten. Mit dem einfach mendelnden Geschlechtsrealisator war, bei ausgesprochener physiologischer Diözie, zu erwarten 1 ♀:1 ♂ (physiologisch). Es war ferner zu erwarten, daß, wie in 6×3 , alle Weibchen fertil, dagegen abweichend von 6×3 , hier alle morphologischen Zwitter wie die Vaterrasse physiologische Männchen, d. h. ♀ steril sein würden.

Das Resultat war ein überraschend anderes:

Die ganze F_1 erwies sich als fast steril, sowohl auf der männlichen Seite als auch auf der weiblichen.

In den Jahren 1924 (bzw. 1926) bis 1929 haben von insgesamt 180 Pflanzen nur 43 Pflanzen überhaupt angesetzt; und das, obgleich 40 von diesen 180 durch 4 Jahre klonmäßig vermehrt, in kräftigen Exemplaren, z. T. reichlich, geblüht haben; nur 18 dieser Klone sind unter den 43 „fertilen“. Diese verteilen sich auf 27 ♀♀, 11 ♂♂ und 5 mit schwankenden Geschlechtsangaben. „Fertil“ gilt

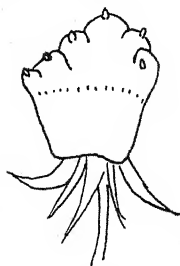


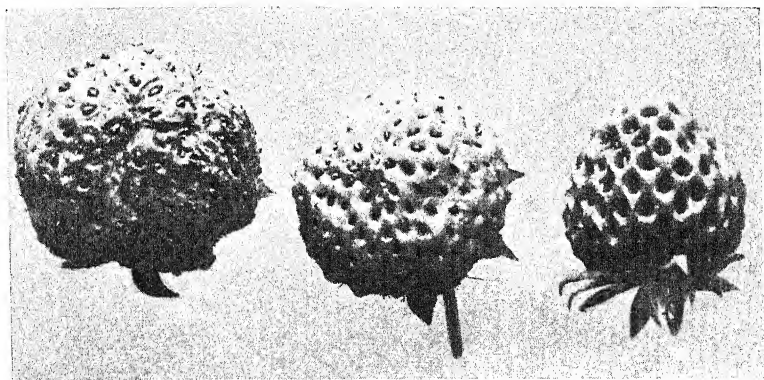
Fig. 6. „Beere“ aus 6×10 in natürl. Größe.

dabei nur relativ; der Ansatz ist so gering, daß er nur mit den schwächst ansetzenden Zwittern der Kreuzung 6×3 verglichen werden kann, oder besser noch mit der Sippe Fr. 1, denn die Beeren sind nur ausnahmsweise voll entwickelt und auch dann nur wenig samig.

Auch in dem für Ansatz durchweg günstigen Jahr 1929 beschränkt er sich hier auf 1—3 Beeren pro Pflanze, mit vielfach nur 1—2 (—10) Nüsschen. Wie in 4×1 (S. 14) sind gelegentlich große Beeren ganz oder fast ohne Nüsschen entwickelt (s. Fig. 6).

Die Beere, soweit sie trotzdem ausgebildet ist, gleicht der von *Fr. chiloensis*, die ich jedoch nur aus der Beschreibung kenne, da eine ♀ Sippe von *chiloensis* mir bisher nicht zur Verfügung stand. Die

Beeren sind teils hell, gelblichweiß bis rötlich, teils aber von besonders dunkel weinroter Farbe und stets glänzend. Die Nüßchen sitzen oberflächlich (Fig. 7a; Fig. 8 u. Fig. 20). Keine der wenigen besser ent-



a b c
Fig. 7. Beeren a aus 6×10 ; b Muttersippe; c aus $6[\times 7]$.

wickelten Beeren glich denen der reichtragenden Muttersippe (Fig. 7c). Am ähnlichsten sind die beiden einzigen mit tiefen Gruben Fr. 272 und 872 (Fig. 21). Einzelne Beeren hatten einen nüßchenfreien Hals- teil. Der Beerentyp von *chiloensis* ist also dominant; doch macht sich die aus 6×3 bekannte Heterozygotie von Fr. 6 auch bezüglich der Beere bemerkbar.

Nur wenige Pflanzen haben in mehr als einem Jahre angesetzt, davon nur 4, bei denen der Ansatz (relativ) mit + bezeichnet wurde; sie

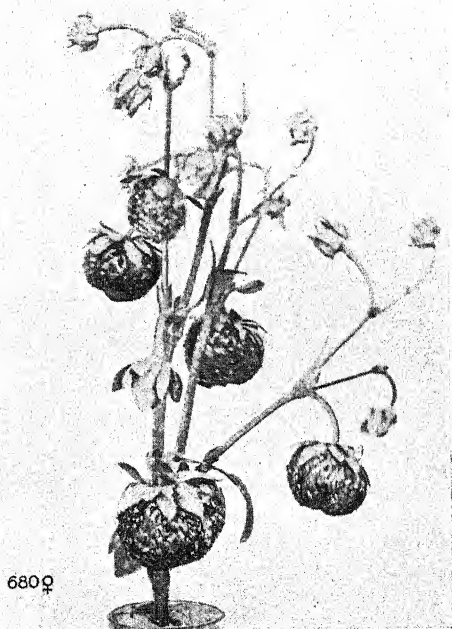


Fig. 8. Besonders fertile Pflanzen aus 6×10 (1929).

fielen unter den ganz sterilen Geschwistern deutlich auf, obgleich auch hier die Nüßchenzahl pro Beere sehr gering ist.

Ansatz in den Jahren 1925—1929:

Fr. 272 ♀	+	+	vz. ¹⁾ vz.	+	großfrüchtig,
Fr. 621 ♀	—	+	+	—	+
Fr. 640 ♀	—	+	vz. vz.	+	
Fr. 680 ♀	+	—	+	+	+

(Fig. 6).

Abweichend von den besprochenen Kreuzungen oktoploider Sippen sind also hier auch die Weibchen steril bzw. ebenso schwach und sporadisch fertil, wie dies bisher nur bei morphologischen Zwittern beobachtet war. Konnte in der Diploidkreuzung ♀ Fr. 4 × ♂ Fr. 1 die Sterilität der F_1 schon allein damit erklärt werden, daß alle F_1 -Pflanzen genetisch Männchen sind, so muß hier die Sterilität andere Ursachen haben, da sie, bei deutlicher Aufspaltung nach dem Geschlecht, die ♀♀ ebenso trifft wie die ♂♂; ja sogar die Art und Weise der Sterilität ist die gleiche in beiden Geschlechtern.

Außer einer kurzen Angabe von DARROW, daß seine meisten *chiloensis*-Kreuzungen mit Kultursorten „partiell steril“ sind, ist über eine solche Kreuzungssterilität innerhalb der oktoploiden Reihe nie berichtet worden; so auch noch bei RENNER referiert (1929, S. 19).

Es müssen also neben den Geschlechtsbestimmungsfaktoren (den Realisatoren) Sterilitätsfaktoren wirksam sein, die in ihrer Kombination diese hochgradige Sterilität bedingen. Es wurde schon aus 6×3 geschlossen, daß Fr. 6, obgleich selbst hochfertil, für mehrere Sterilitäts- bzw. Fertilitätsfaktoren heterozygot sein mußte. Die Sterilität, die Fr. 10 mitbringt, scheint über alle diese dominant zu sein; vielleicht ist der Ansatz der 4 genannten Pflanzen auf das Hindurchwirken der höheren Fertilitätsstufen von Fr. 6 zurückzuführen, obgleich die sehr geringe Anzahl sich faktoriell schwer deuten läßt.

Zur Analyse dieser Sterilität wurden Geschwisterbestäubungen und Rückkreuzungen vorgenommen. Daß die ersteren so gut wie erfolglos blieben, kann nicht wundern — hatten doch die Pflanzen im Freien reichlich Gelegenheit zu Fremdbestäubung. Sie sind trotzdem immer wieder versucht; es gelangen jedoch nur wenige Rückkreuzungen. Pollen war stets reichlich vorhanden.

Es gaben:

1924	6 ♀ × 269 ♂	59 Nüßchen, daraus 26 Pflanzen in 25,54,
	6 ♀ × 277 ♂	15 „ „ 13 „ „ 25,55,
1929	6 × 458 ♂	2 Beeren mit 164 Nüßchen,
	615 ♀ × 10	2 „ „ 21 „
	628 ♀ × 10	2 „ „ 3 „

¹⁾ vz. = vereinzelt.

Andere Versuche verliefen erfolglos. Dagegen ist es 1929 gelungen, von Fr. 272 ♂ Samen aus Selbstung zu gewinnen.

Zur Zeit liegen Nachkommenschaften nur aus den beiden oben genannten Rückkreuzungen vor, die

mit 15 ♀♀:8 ♂♂:2 schwankend in 25,54,
und 8 ♀♀:5 ♂♂ in 25,55,

trotz der starken Abweichung sicherlich das Geschlechtsverhältnis 1:1 repräsentieren, ebenso wie die F_1 . Das Geschlecht ist in diesen Kreuzungen fester ausgeprägt als in F_1 ; d. h. der Unterschied zwischen guten und reduzierten Antheren einerseits, Staminodien andererseits ist morphologisch schärfer.

Der Fertilität nach sind beide Kreuzungen sehr verschieden, obgleich beidemal als Pollenelter ein steriler Zwitter mit guten Antheren verwendet wurde.

Fr. 269 (s. Fig. 9 S. 42) hat nie, Fr. 277 nur 1929 vereinzelt Samen entwickelt (3 Beeren mit je 1—2 Nüsschen). Trotzdem ist der Unterschied in der Fertilität der beiden Familien ein ganz außerordentlich großer.

Fr. 6×269 wiederholt mit 15 ♀♀ + 10 ♂♂ die geringe Fertilität der F_1 . Nur 10 von 25 Individuen haben überhaupt jemals angesetzt; der Ansatz ist folgendermaßen notiert:

	1927—1929	1927	1928	1929
	Geschlecht			
Fr. 1018	♀	+	+	+
1021	♂♀♂	+		+
1023	♀	+	vz.	+
1019	♀	—		
1020	♀	—	vz.	—
1022	♂♀♀	—	vz.	—
1029	♀	—	vz.	—
1032	♀	—	vz.	—
1034	♀		—	—
1036	♂	vz.		—

Dies deutet darauf hin, daß Fr. 269 die gleiche faktorielle Veranlagung für Fertilität besitzt wie Fr. 10. Ganz abweichend ist die Familie aus Fr. 6×277 mit 9 ♀♀ und 5 ♂♂ fast durchweg voll fertil. Eine Ausnahme macht eine ♀ Pflanze, die mit schwachem Ansatz im 2. Jahr einging, und Fr. 1042 ♀, die trotz reicher Blüte und kräftiger Konstitution alle 3 Jahre steril geblieben ist.

Wie hier die Fertilität wieder hergestellt ist, vermag ich nicht zu deuten; vielleicht spielen bei der starken Sterilität der F_1 für weitere Gametenbildung Störungen in der Reduktionsteilung eine

Rolle. Es wird deshalb die Analyse der 1929 gelungenen Selbstung von 272, die reichlich Samen gegeben hat, abzuwarten sein; auch sind alle frei angesetzten Nüßchen der F_1 gesammelt und ausgesät worden.



Fig. 9. Fr. 269 ♀ aus 6×10 aus Ber. d. b. G. 1930, 48.

Die Beeren in 6×277 gleichen, abweichend von F_1 , denen der Fr. 6. Eine Neukombination (wie sie auch in anderen Kreuzungen mit Fr. 6 vorkommt) — helle Beere mit Hals — hat Fr. 1037. Bemerkenswert ist es aber, daß alle Beeren der Rückkreuzung vollsamig sind.

Im Zusammenhang mit dieser unerwarteten Sterilität der Kreuzung 6×10 ist es von Interesse, daß auch die Bestäubungen diploider Sippen mit Pollen von Fr. 10 nur äußerst schwer ansetzen und daß alle so gewonnenen Samen bei sehr schlechter Keimung den Muttertyp rein ergeben haben (s. Diskussion S. 100 bei Tab. 16).

Für weitere Deutung sind weitere Resultate abzuwarten.

III. Oktoploid \times diploid.

Fr. $6 \times$ Fr. 18 *grandiflora* ♀ \times *Hagenbachiana* ♂.

(Hierzu Tafel 2—4 und 6—8.)

Bearbeitet von RICHARD BEATUS.

Die morphologische (makro- und mikroskopische) Analyse dieser Kreuzung Fr. 6 Marienfelde ♀ \times Fr. 18 *Hagenbachiana* ♂ mit sämtlichen Zeichnungen ist im Sommer 1929 von Herrn cand. phil. BEATUS durchgeführt, z. T. nach lebenden, z. T. nach in der Vollblüte 1928 gesammeltem Alkoholmaterial; desgleichen die Chromo-

somenzählungen nach 1929 frisch fixierten Wurzelspitzen der Originalpflanzen aus der Aussaat 1922,4.

Bestäubung von Fr. 6 ♀ mit Pollen von Fr. 18 ♂, sehr schwach fertil, aber fruchtbarer als Fr. 2, (physiologischer Subandrözist nach S. 68) gab 2 Beeren mit 66 bzw. 70 Samen, daraus 99 Keimlinge = 73 Proz.

Habitus. Beim Auspflanzen (20. IV. 1923) zeigten sich deutliche Unterschiede in der Kräftigkeit. Danach wurden 54 normale Pflanzen ausgepflanzt, 7 normale, 15 Halbzwerge, 10 Zwerge und 12 Z-Zwerge eingetopft (Taf. 3 Mitte); 1926 wurden auch diese ausgepflanzt, soweit sie noch am Leben waren. Von normalen und Halbzwerge ist je einer eingegangen. Die Halbzwerge entwickeln sich alle zu \pm kräftigen Pflanzen, besonders nachdem sie ins Freiland gesetzt worden sind.

Auch ein Teil (6) der Zwerge ist bereits im 1. Jahr normalwüchsig — meist vom Typ der Fr. 18, klein- und zartblättrig; 1 Zwerg ist bis 27. VII. eingegangen; 3 andere (350, 351 und 361) sind zwergig geblieben, überdauern in diesem Zustand 2 Winter, ohne sich wesentlich zu vergrößern. 1925 werden sie ins Freiland gesetzt, kräftigen sich dort; 350 ist ein großwüchsiger Typ geworden (Typ 6), 351 noch 1929 Halbzweig, 361 eine echte Zwergpflanze (Typ ~ 6) (s. Tab. 10 S. 47 u. Taf. 3 oben).

Tafel 3, oben, zeigt ein Stück aus dem Beet, auf dem die Originalpflanzen dieser Kreuzung, nach einmaligem Umpflanzen seit 1926 stehen, mit den charakteristischen Habitusunterschieden.

Von den 12 Z-Zwergen gehen 8 bis zum 14. VIII. ein; die 4 anderen 352—355 kommen als solche, mit 3—5 Blättchen, in den Winter (besonders sorgsame Pflege in 6-cm-Töpfchen). Davon überleben 2 diesen Winter und den folgenden Sommer, ohne größere Dimensionen anzunehmen, indem sie nur eine kleine Rosette von 6—8 Zwergblättchen mit kräftigem Wurzelsystem bilden; sie überleben den zweiten Winter 1924/25 und werden 1925 mit ausgepflanzt. Beide entwickeln sich nun etwas kräftiger, sind aber auch heute noch Zwergpflanzen; 352 hat 1925 zum erstenmal geblüht (♀) und besitzt heute eine kleine lockere Laubrosette; 353 dagegen hat, obgleich eine kräftige, dichte Rosette bildend, noch nie geblüht (Taf. 3 oben).

Für die 1929 durchgeführte morphologische Analyse sind noch 54 Originalpflanzen vorhanden, für welche Protokolle aus den Jahren 1927—1929 nebst Einzelnotizen aus früheren Jahren vorliegen.

Die im Jugendstadium unterschiedenen Typen machen sich in

den ausgewachsenen Pflanzen noch deutlich geltend. Es sind 1929 19 normalwüchsige, 18 Halbzwerge und 17 Zwerge unterschieden.

Die F_1 ist also in bezug auf den Habitus durchaus uneinheitlich — das gleiche gilt aber auch für Blatt und Blüte, was auf die Heterozygotie der Mutter Fr. 6 zurückzuführen ist.

Laub (hierzu Taf. 6—8). Die Blätter, nach gepreßtem Material durchgepaust, je die ersten und ausgewachsene, sind im Sinne der Tab. 10 in der Ähnlichkeitsreihe: Fr. 6 — ähnlich 6 — intermediär — ähnlich 18 — Fr. 18 angeordnet. Das Blatt von Fr. 18 und Fr. 6 ist sehr verschieden:

Fr. 6: Groß, dunkel, glänzend, dick; Form der Blättchen (speziell des Endblättchens) rundlich; mittleres Blättchen langgestielt; Zähnung grob; wenig Zähne (ca. 10).

Fr. 18: Klein, hell, matt, zart. Blättchen (speziell Endblättchen) länglich eiförmig; Zähnung fein, spitz, zahlreich; mittleres Blättchen sitzend bis ganz kurzgestielt.

Größe und Form spalten unabhängig auf (Tab. 7).

Tabelle 7. Blattpus und -größe.

		Länge des Mittelblättchens in mm bis!								
		20	30	40	50	60	70	80	90	100
Blatt normalgroß										
Typ 6	Fr. 6 Typ a ¹⁾							1	+	
	" e				1	8	3	2		
	" d						1	3	1	
Typ 18	" b			1	1					
	Fr. 18				+					
Blatt mittelgroß				1	2	8	4	6	1	
Typ 6	" g			2	2					
	" h			3	7	2				
	" 18 f			1	2					
Blatt sehr klein				6	11	2				
Typ 6	" c					2				
	" i		1	1						
	" l		4	2						
" 18	" k		2	1						
			7	4		2				

Unter den Bastarden treten 3 Größentypen auf: große, mittelgroße und sehr kleine Blätter, die in vielen Fällen den Pflanzengrößen entsprechen, so daß normalwüchsige Pflanzen normalgroße

¹⁾ Typ a—1 in den Protokollen; danach Tab. 7—10.

(am Elterntyp gemessen) Blätter haben, Halbzwerge mittelgroße und Zwerge sehr kleine Blätter; doch ist diese Korrelation auch häufig gebrochen (Taf. 2): 350 Normalhabitus, ist besonders kleinblättrig; Halbzweig 520 a auffallend großblättrig; ebenso verhältnismäßig großblättrig die Zwerge 343 und 540. Wie Tab. 8a zeigt, übergreifen sich die Blattgrößen der 3 Habitusgruppen (gemessen an der Länge des Mittelblättchens) stark.

Tabelle 8a. Habitus und Blattgröße.

8b. Blatttyp und -größe.

		In mm bis:									
		20	30	40	50	60	70	80	90	100	
Tabelle 8a											
Pflanzen normal	{				+				+		
		1			4	7	2	4	1		
Halbzweig		1	4	6	4	2	2				
Zweig		4	8	3	1						
		6	12	13	12	4	6	1			
Tabelle 8b.											
	Fr. 6								+		
a, c, e, g, i, h, l	~ Fr. 6	5	9	12	12	3	3				
b, d, f, k	~ Fr. 18	2	2	1		1	3	1			
	Fr. 18			+							

Die Form des Blattes ist durch den Längen-Breitenindex (Tab. 9) ausgedrückt (als Maß ist das Endblättchen vollentwickelter Blätter gewählt); er beträgt für Fr. 6 1,22, für Fr. 18 1,65.

Tabelle 9. Blatttypus und Längen-Breitenindex des Mittelblättchens.

	1,10	1,15	1,20	1,25	1,30	1,35	1,40	1,45	1,50	1,55	1,60	1,65	1,70	1,75	1,80	1,85
Fr. 6			+													
= 6 { a	1															
c		2														
e		1	1	2	2	3	4		1							
int. { g			1	1		1	5	4		1	1					
h						1										
i					1	1										
l			3		2		1									
Σ =	1	3	5	3	5	5	12	4	1	1	1					
int. { d								1		2				1	1	
~ 18 { f									2		1					
k					1											
= 18 b													1			1
Fr. 18												+				
Σ =					1			1	4	2	1		1	1	1	1

Die Fr. 6 ähnlichen Bastarde haben einen Längen-Breitenindex zwischen 1,09 und 1,59; mit Gipfel bei 1,40.

Die Fr. 18 ähnlichen zwischen 1,29 und 1,82 mit Gipfel bei 1,50.

Es stehen 41 der Fr. 6 ähnliche 13 der Fr. 18 ähnliche gegenüber. Es zeigt sich also ein starkes Dominieren der Blattform von Fr. 6.

Unabhängig davon spaltet die Anheftung des Endblättchens, ob mit oder ohne Stiel, auf, im Verhältnis 31 mit lang- : 22 mit sehr kurzgestieltem Endblättchen; beide sind auf alle Gruppen verteilt.

Ebenso findet sich das dunkle, glänzende Blatt von Fr. 6 im Gegensatz zum helleren, matten von 18 mit starker Intermediärbildung, in beiden Formgruppen wieder.

Die grobe Zähnung von Fr. 6 ist häufiger als die feine spitze und zahlreichere von Fr. 18 (s. die Blattzeichnungen Taf. 6—8).

Der Blatttypus ist unabhängig von dem Wuchstypus (Tab. 8b). Das von der kräftigen Gartenbeere Fr. 6 ererbte Blatt findet sich ebenso unter den kräftigsten wie unter den zwergigsten Pflanzen. Am mutterähnlichsten kehrt es im Halbzweig 523 a (Taf. 6) wieder; dagegen in verkleinertem Maßstabe in den zwei normalwüchsigen Pflanzen 350 und 529 a (Taf. 6). Umgekehrt ist das zarte, im allgemeinen kleinere Blatt von Fr. 18 sowohl in kräftigen großbuschigen Individuen (Gruppe 6) als in den Zwergen 353 und 540 (Taf. 8) vertreten.

Auch sind, wie Tab. 7 und 8 b zeigen, in beiden Formtypen (ähnlich 6) und (ähnlich 18) alle Größenstufen der Blätter vertreten.

M. a. W. Blattform, -größe und Wüchsigkeit können in jeder Kombination vorkommen. Tab. 10 gibt einen Überblick über die Verteilung der Blatt- und Habitustypen. Während sich für die einzelnen Charaktere eine scharfe Unterscheidung durchführen läßt, liefert die Kombination derselben eine fließende Reihe von dem einen Elterntyp fast rein bis zum anderen. Fr. 6 kommt einmal in Fr. 523 a, Fr. 18 zweimal wieder heraus, und zwar ziemlich rein in Fr. 346 und 540. Doch zeigen auch diese Pflanzen intermediäre Merkmale. Fr. 523 a ist rein ♀, macht einen besonders kräftigen Eindruck; abweichend von Fr. 6 ist die starke Behaarung des Blattstieles. Die Krone, mit 23 mm Durchmesser, gleicht der Mutterpflanze; die Antheren werden angelegt, es kommt aber nicht bis zur Differenzierung des sporogenen Gewebes, noch der Faserschicht. Die Pflanze ist aber (wie die ganze Familie; s. unten) ♀ steril. Daran schließen sich Fr. 350 und 529 a, die wie kleinblättrige Fr. 6 aussehen. Von den beiden Fr. 18 ähnlichen Pflanzen 540 und 346 ist Fr. 540 (Taf. 2 links Mitte u. Taf. 8 rechts oben) ein Zwerg von

Habitus, das Laub etwas breiter, aber nicht kleiner als bei Fr. 18; von Fr. 18 außerdem durch den langen Stiel des mittleren Blättchens unterschieden, der von der Mutter ererbt ist; wie die vorige Pflanze ♀. Ebenso ist Fr. 346 ein dichtrasiger, kräftiger Zwerg; ♀. Auch diese beiden Pflanzen sind, abweichend von Fr. 18, steril.

Tabelle 10. Kombination der Blatt- und Habitusstypen in 6×18 .

Blatttypen	Habitus		
	normal	Halbzwerg	Zwerg
Fr. 6. Blättchen rund, langgestielt, wenige grobe Zähne, hart, glänzend. I. = Fr. 6 (3 Pflanzen), 1. Blatt normalgroß (Gruppe a der Protokolle), 2. Blatt sehr klein (c); II. intermediär, ~ 6, 3. normalgroß, etwas länglicher als 6; Zähne ähnlich 6 (4 Ausnahmen), Blättchen meist langgestielt wie 6 (4 Ausnahm.) (e), 4. mittelgroß, sonst wie 3 (g u. h), 5. sehr klein, sonst wie 3 (i u. l).	529a, 350	523 a 359, 531, 534, 543, 546	526 a 341, 343, 345, 361, 527 a
Fr. 18. Blättchen schmal, länglich eiförmig, fast sitzend; viele feine Zähne; zart, matt. III. Intermediär, ~ 18, 6. normalgroß, länglich-rhombisch, Zähne teils wie 6, teils wie 18 (d), 7. mittelgroß, sonst wie 6 (f), 8. sehr klein, sonst wie 6 (k); IV. = Fr. 18, 9. normalgroß (b).	332, 337, 519a, 530, 535, 536, 539, 542 344, 547, 548 524 a	329, 518 a, 335, 351, 357, 520 a, 521 a, 525 a 533	362, 342, 348, 352, 528a, 545 353, 538, 544 346, 540
Im ganzen: I. 3 ~ 6 II. 38 intermediär ~ 6 } 41 → Fr. 6 III. 11 " ~ 18 } IV. 2 ~ 18 " ~ 18 } 13 → Fr. 18	19	18	17

Die morphologischen Verhältnisse dieser Kreuzung sind deshalb von so besonderem Interesse, weil die beiden Elternpflanzen verschiedene Chromosomenzahlen haben und für *Fragaria* — wie für manche andere polyploide Reihe — die Auffassung vertreten worden ist, daß der Habitus, die Kräftigkeit der Pflanze mit steigendem Multiplum der Haploidzahl wächst. Es hat sich aber gezeigt, daß diese so außerordentlich vielförmige F_1 , deren einzelne Individuen z. T. ohne Zweifel in die beiden bekannten diploiden und oktoploiden

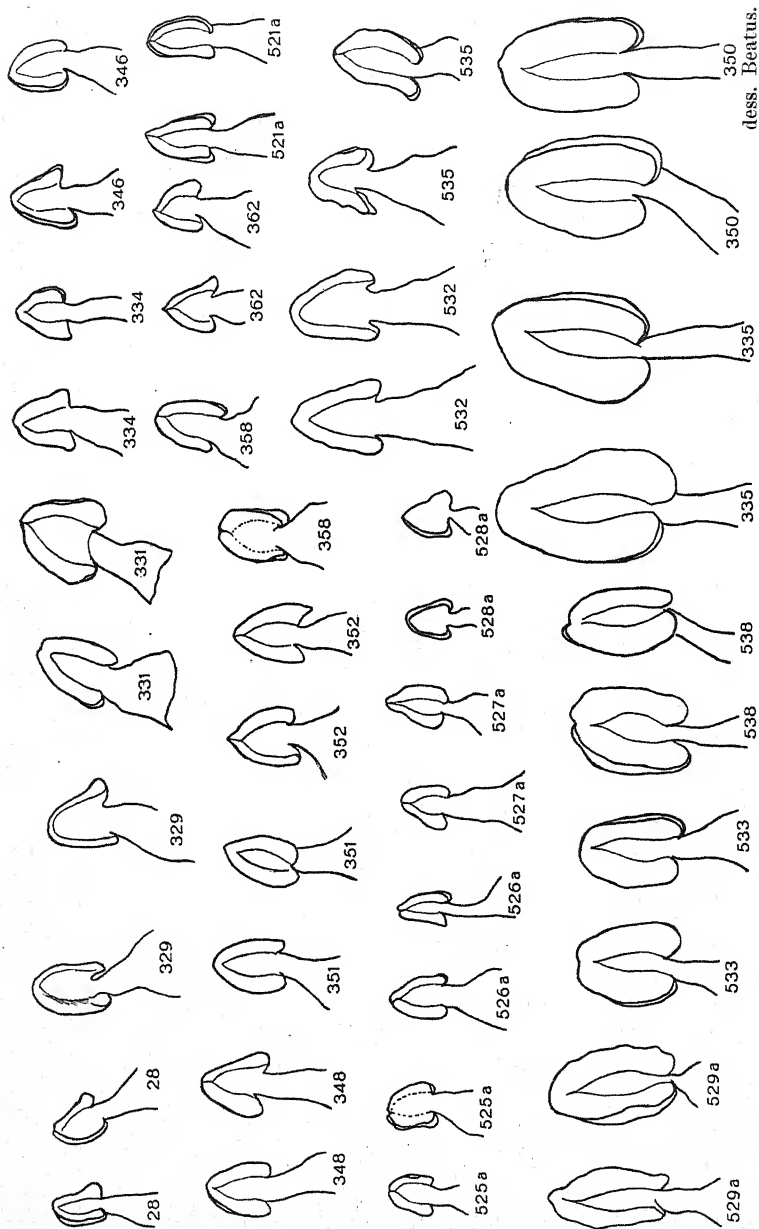
Erdbeerreihen eingereiht werden können, die gleiche Chromosomenzahl besitzen, nämlich 35, d. h., daß sie gleichmäßig aus der Eizelle aus normaler Reduktion in Fr. 6, mit 28 und dem normal reduzierten Pollenkorn von Fr. 18 mit 7 Chromosomen hervorgegangen sind. Die Habitus- und Wüchsigkeitsunterschiede müssen also als Aufspaltungscharaktere der stark heterozygoten Mutterpflanze angesehen werden. Diese bringen in einem Teil der Pflanzen den Reihenhabitus der diploiden in einem anderen (größeren) Teil den der oktaploiden Reihe hervor; die Intermediärtypen mit starker Prävalenz des oktaploiden Habitus sind nach der von MANGELSDORF-EAST vertretenen Auffassung leicht zu verstehen; die große Reihe von zarten — meist als Zwerg oder Halbzwerg bezeichneten Pflanzen vom Diploidhabitus ist aber sehr auffallend (weiteres im allgemeinen Teil S. 95).

Geschlecht. Bei Dominanz der Getrenntgeschlechtigkeit wären ♀♀ und ♂♂ im Verhältnis 1:1 zu erwarten. Gefunden sind: 30 ♀♀ + 10 ♂♂ + 14 Pflanzen, bei denen entweder ♀ und ♂ Blüten gleichzeitig gefunden wurden, oder die in den aufeinanderfolgenden Jahren für verschiedenes Geschlecht notiert waren (bei oft sehr reicher Blüte). Das ist dadurch zu erklären, daß bei der sehr schlechten Entwicklung des Antherenkreises, ebenso wie in der Diploidkreuzung 4×1 , die Entscheidung, ob die Pflanze als ♀ mit Antherenrudimenten oder als ♂ mit schlechten oder \pm entwickelten Antheren bezeichnet werden sollte, trotz der besonders auf diesen Punkt gerichteten Aufmerksamkeit sicher nicht immer im gleichen Sinne getroffen wurde. Mit Hilfe mikroskopischer Untersuchung der Antheren in Vollblüte ließ sich aber diese Unterscheidung mit Sicherheit durchführen.

Die durchweg als ♀ bezeichneten Pflanzen sind in der Ausbildung der Antheren von den durchweg als ♂ bezeichneten scharf unterschieden; und nach diesen anatomischen Unterschieden konnten die fraglichen Individuen aufgeteilt werden. Andererseits wurde die Unsicherheit der makroskopischen Beurteilung in manchen Fällen verständlich.

In den ♀ Blüten (Fig. 10 u. 11) sind die Filamente kurz, stummelartig und die Antheren nur rudimentär ausgebildet; sie erreichen eine Länge von 300—550 μ . Es kommt in ihnen zwar noch zur Anlage, aber nicht mehr zur Ausdifferenzierung des sporogenen Gewebes.

Eine Faserschicht wird nicht ausgebildet. Vielmehr sind eigentümlich für diese Antheren die hohen und über die ganze Anthere gleichmäßig ausgebildeten Epidermiszellen, was auf Querschnitten



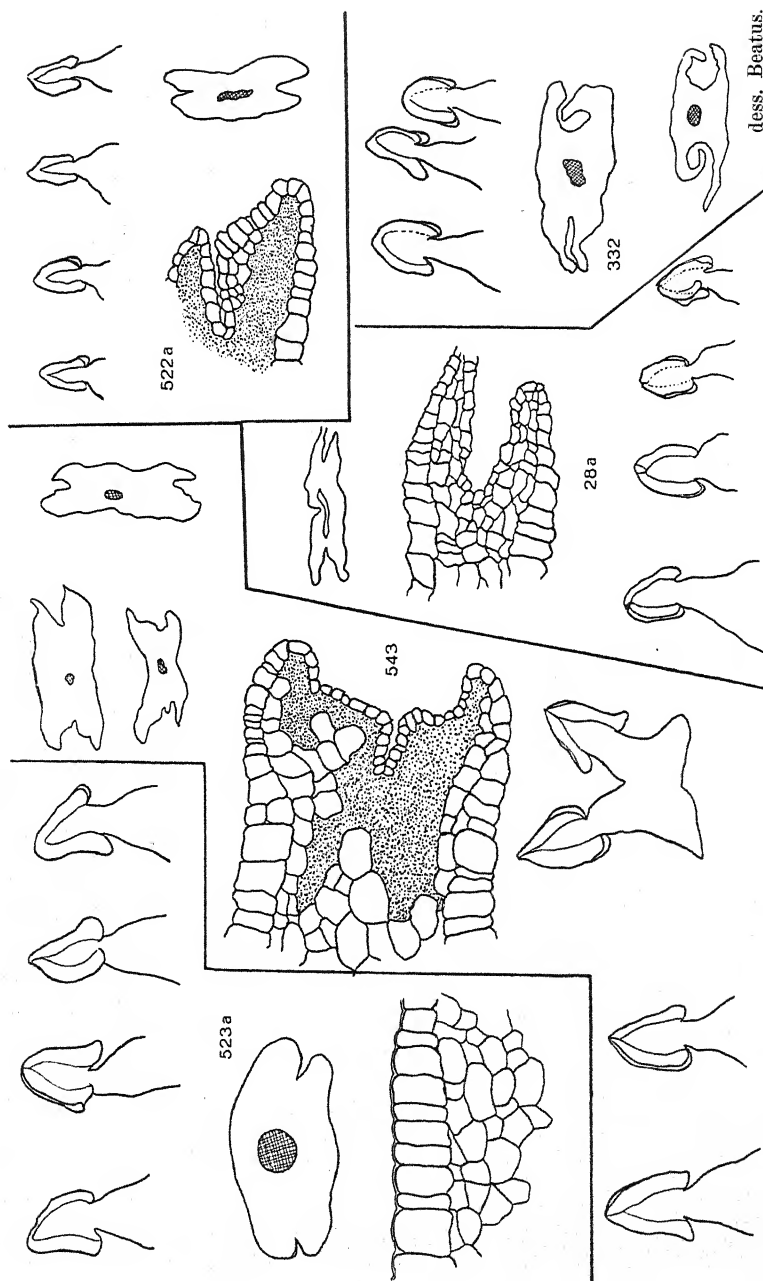


Fig. 11. Staminodien ♀ Pflanzen. Vergr. ca. 20×, 70×, bzw. 300×. An Stelle des sporogenen Gewebes eine braune Masse degenerierter Zellen.

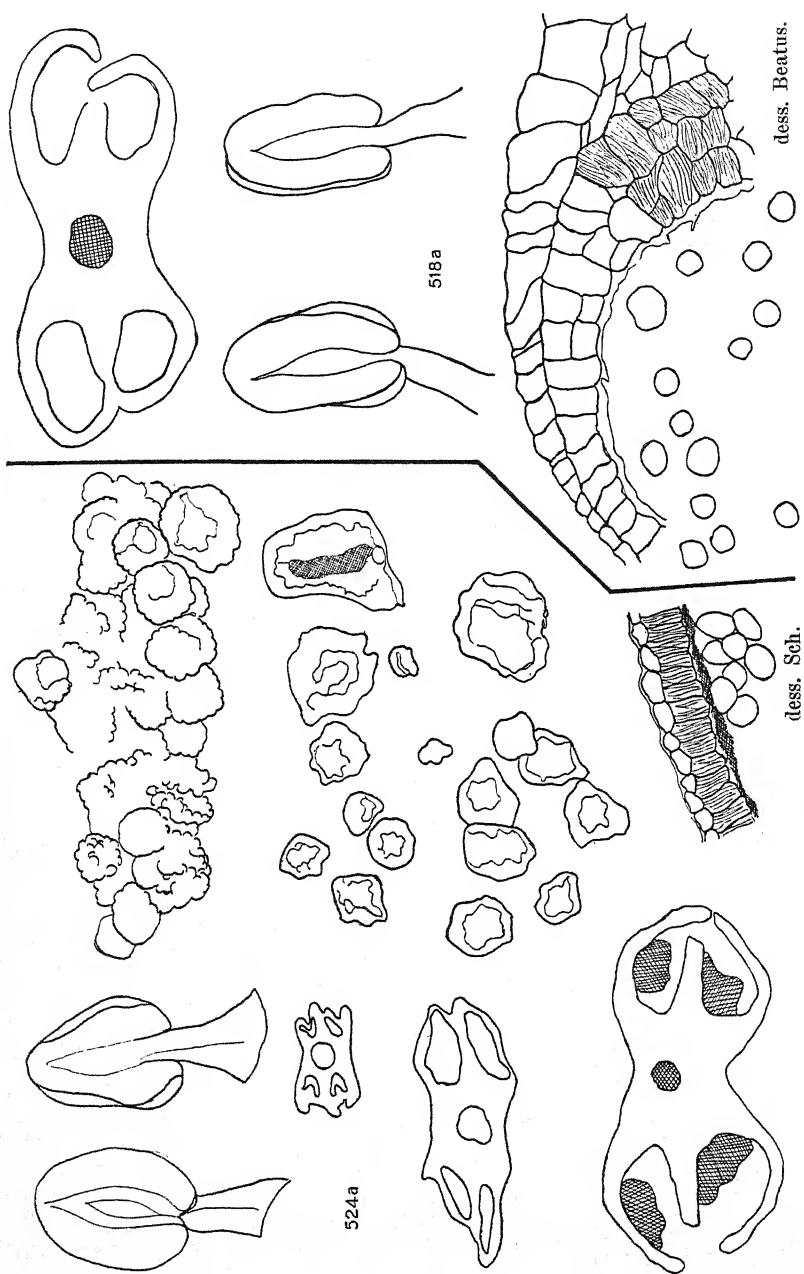


Fig. 12. Antheren und Pollen von ♂ Pflanzen. 518a stets als ♂ bestimmt; 524a unsicher. Vergr. wie Fig. 11; einzelne Pollenkörner ca. 600 \times .

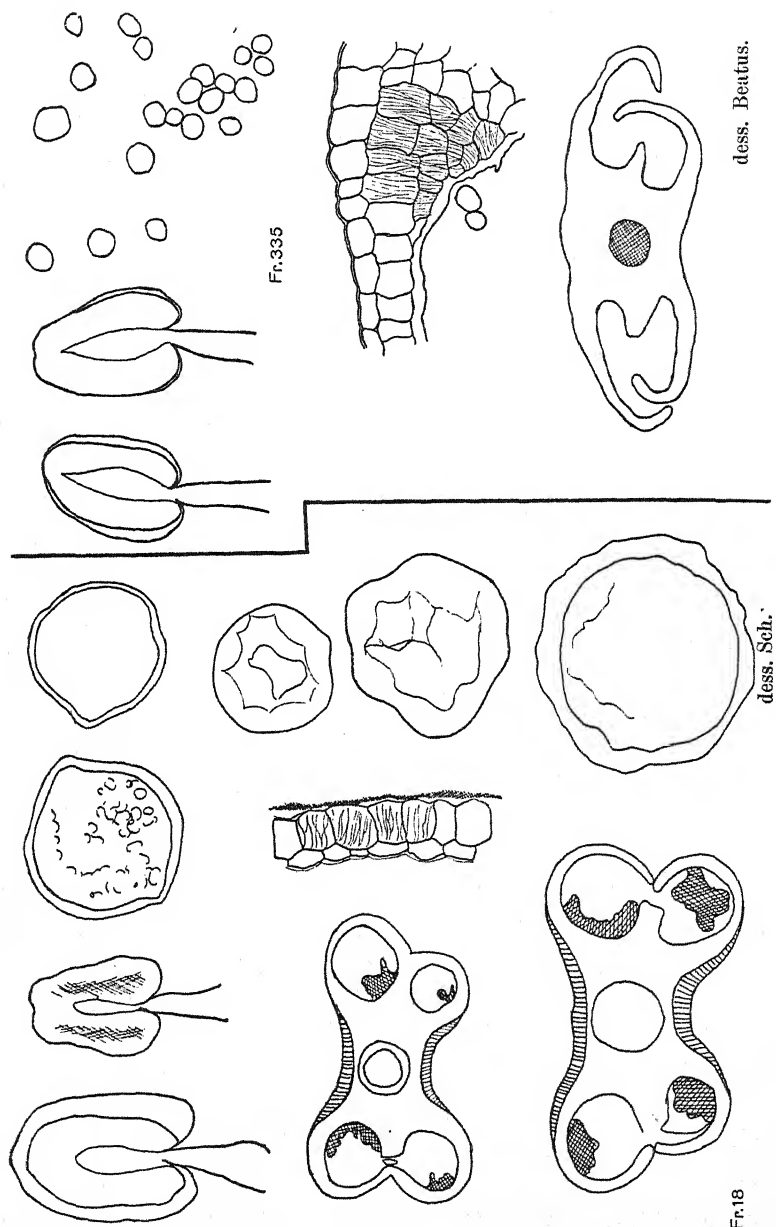


Fig. 13. Antheren und Pollen von ♀ Pflanzen. Fr. 18 = Pollenelter. Vergr. wie Fig. 12.

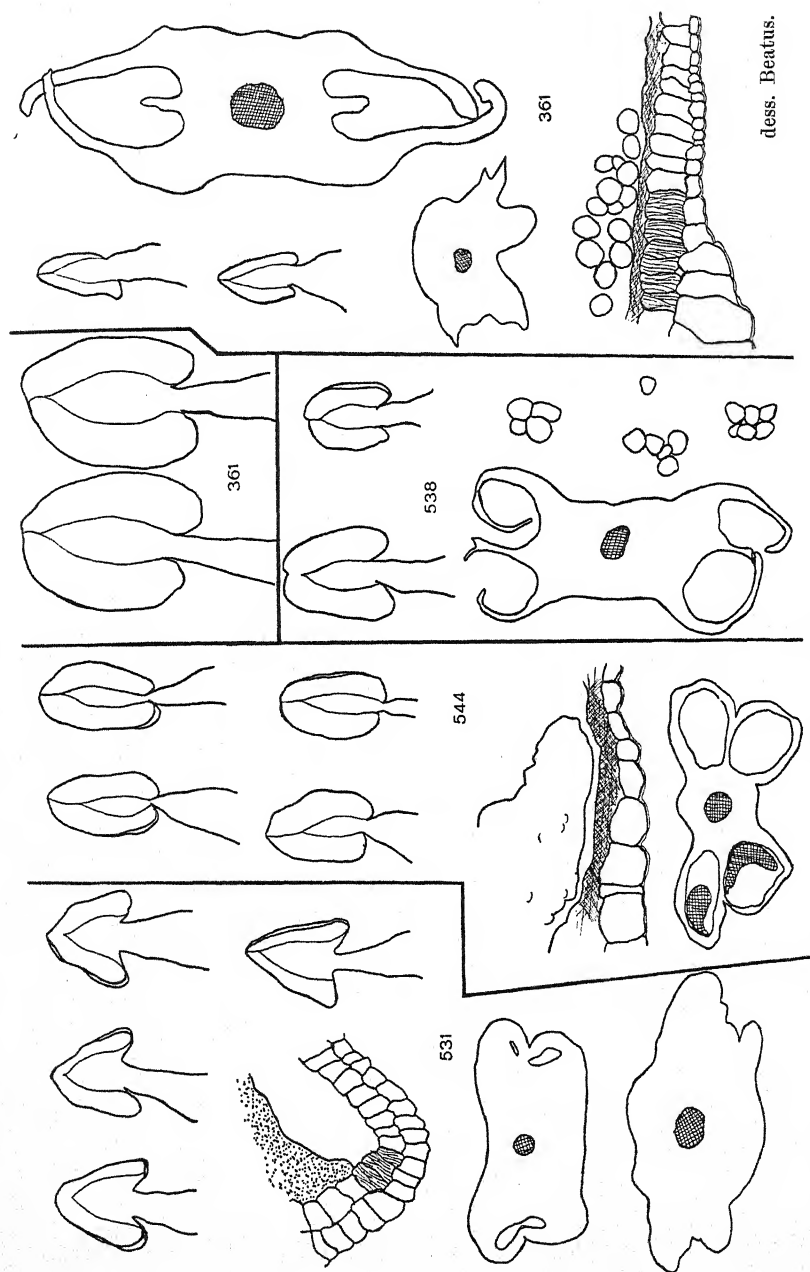


Fig. 14. Pflanzen mit unsicheren Geschlechtsangaben. Hiernach sind: Fr. 531 u. 544 ♀, Fr. 538 u. 361 ♂. Vergr. wie Fig. 11.

deutlich hervortritt (vgl. Fig. 11 Fr. 523 a mit Fig. 12 Fr. 518 a ♂). In sich öffnenden Blüten findet man das Gewebe dicht unterhalb der Epidermis zu einer hell- bis dunkelbraunen Masse degeneriert¹⁾.

Die normale Form der Antheren geht dadurch verloren, die Ränder sind vielfach wellig lappig. Die zusammenschließenden Zipfel sind nicht etwa die aufgerissenen Wände der leeren Pollenfächer, sondern unterhalb dieser Epidermisrinnen finden sich noch die Reste der reduzierten Pollensäcke. Diese sind im ausgewachsenen Staminodium mit einer hellbraunen Masse erfüllt, in der Zellgrenzen nur in vereinzelt Fällen deutlich sind.

Ganz anders sehen die Antheren der ♀ Blüten aus (Fig. 12 u. 13); die Theken erreichen im ausgewachsenen Zustand eine Länge von 800—1100 μ auf 600 μ langen Filamenten. Die Epidermiszellen über dem Sporensack sind gedrungen. Der Querschnitt zeigt normal ausgebildete Pollenfächer, die vielfach auch normal dehiszieren. Die Faserschicht ist ein- bis mehrschichtig entwickelt, das Tapetum bei der Reife zerdrückt. Pollen ist entwickelt, aber bis zu 100 Proz. schlecht. Die Pollenkörner sind frei, aber gewiß nicht funktionstüchtig. Sie sind ungleich nach Größe und Inhalt und zeigen vielfach verquollene Membranen (Fig. 12 u. 13). Die kleinen Körner sind durchweg leer. Aber auch die großen, die z. T. 3fachen Durchmesser haben, geben keine Stärkereaktion wie normale Körner, sondern färben sich mit Jod gelbbraun. Der Inhalt ist meist stark zusammengeballt, oft vakuolisiert. Mitunter scheint er zellular geteilt, dabei ist vielfach die Tetradenanordnung beibehalten. Es sieht also aus, als ob in diesen großen Körnern die II. Teilung noch durchgeführt, dann aber die Wandbildung innerhalb der P. M. Z. unterblieben oder zu spät durchgeführt sei, um zu einer Trennung der einzelnen Körner zu führen. Funktionsfähig dürften auch diese großen Körner nicht sein; sie treten in wenigen Prozents auf: 1,0, 1,27, 1,34, 1,96, 2,12, 3,68, 3,90 und 6,43 Proz. (nach mikroskopischer Durchsicht von je 600—1000 Körnern).

Nach dieser Erfahrung ließen sich nun die im Protokoll als ♀ und ♂ notierten Pflanzen — mit Ausnahme von zweien, für die das Material nicht genügte — nach ihrem genotypischen Geschlecht bestimmen. 7 gleichen im anatomischen Bau den Zwittern völlig, bei dreien derselben ist jedoch der Pollen — durch besonders starke

¹⁾ Nach RUDLOFF wird in den beiden von ihm untersuchten ♀♀ dieser Kreuzung 535 und 522a das sporogene Gewebe noch ausdifferenziert; in 522a degeneriert es vor, in 535 nach der Prophase der I. Teilung (s. dort S. 90).

Verquellung der Pollenmembran — zu dicken Klumpen verklebt, von denen sich nur vereinzelte Körner loslösen (Fig. 12 Fr. 524 a; Fig. 14 Fr. 361); 4 aber fallen durch geringere Dimensionen (600 bis 700 μ) und schlecht ausgebildete, mitunter ganz fehlende Faserschicht und gleichfalls verklumpten Pollen auf (Fig. 14 Fr. 538). Die Degeneration ist also in diesen stärker ausgeprägt; die durchgeführte Reduktionsteilung stempelt sie aber zu Zwittern — die scharf von den ♀♀ mit ihren Staminodien getrennt sind (Fig. 14 Fr. 351 u. 544).

Mit Hilfe der mikroskopischen Unterscheidung wurden 23 ♀♀ + 20 ♂♂ mit Sicherheit bestimmt; 2 Pflanzen (530 und 521) sind ungewiß. Von weiteren 7 ♀♀, 1 ♂ und 1 ♀ + ♂ war zur Zeit der anatomischen Untersuchung kein Material mehr vorhanden. Da sie meist schon in früheren Jahren eingegangen waren, so ist für das Geschlecht oft nur eine Beobachtung notiert, was, wie die Erfahrung lehrt, nicht ausreicht. 2 Pflanzen sind durch 3 bzw. 4 Jahre als ♀ bezeichnet, dürfen also als gesichert gelten; diese und die beiden als ♂ bezeichneten zu den obigen addiert, ergibt: 25 ♀♀:22 ♂♂. Das Verhältnis kommt damit dem geforderten mechanischen Verhältnis 1:1, trotz des erst scheinbaren Überwiegens der Weibchen, sehr nahe.

4 Pflanzen, die zur Zeit noch leben, haben (seit 1923) überhaupt noch nie geblüht, z. T. auch keine Ausläufer gebildet. 8 weitere sind in den Jahren 1926 bis 1929, ohne zu blühen, eingegangen.

Aus den Pollenanalysen geht hervor, daß sämtliche F_1 -Pflanzen ♂ steril sind; die Kreuzung ist aber auch auf der ♀ Seite steril; sowohl Ansatz im Freien wie Selbstungs-, Rückkreuzungs- und Bestäubungsversuche verliefen mit negativem Resultat — mit einigen Ausnahmen, für die zur Zeit ebensowenig Erklärung zu finden ist, wie für den gelegentlichen Ansatz an den „fast“ reinen ♂ Diözisten. Die weitere Diskussion siehe im Abschnitt: Geschlecht und Reihenbastarde (S. 102).

Blüte. Die Typenunterschiede, die von dem diploiden bzw. oktoploiden Elter herrühren, machen sich auch in der Blütenform und -größe geltend und führen in Verbindung mit der Geschlechtsaufspaltung zu eigenartigen Ergebnissen.

Die Blüten sind von verschiedener Größe, von 145—280 mm Durchmesser (Taf. 4 Mitte, Bild 1 u. 2 nat. Größe)). Die ♀ Blüten (soweit gemessen: 16 Pflanzen) schwanken zwischen 145 und 260 mm; die ♂ Blüten zwischen 160 und 280 mm. Dieses Bild, das von der bekannten Tatsache, daß die ♀ *Fragaria*-Blüten kleiner sind als die ♂,

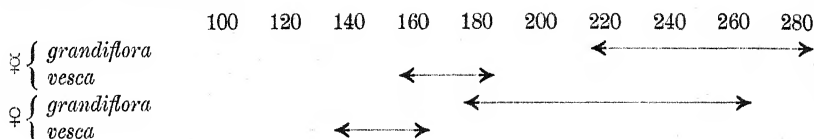
Tabelle 11. Blütengröße und Reihentypus.

	Durchmesser d. Blüte in mm	
♀		♂
1	145	
4	150	
	155	
1	160	2
	165	
	170	
	175	1
1	180	3
2	185	
1	190	
1	200	
1	210	
1	220	
1	230	1
1	240	1
	250	
1	260	
	270	1
	280	1
16 ♀		10 ♂

abzuweichen scheint, ist durch die verschiedene Größe der Blüte bei den Elternpflanzen zu erklären. Fr. 6 hat als Gartenerdbeere große Blüten (*grandiflora*-Typ, aber ♀-klein), Fr. 18 hat als Walderdbeerform kleine Blüten (*vesca*-Typ, aber ♂-groß). Die Kombinationen *grandiflora*-Typ ♀+♂ und *vesca*-Typ ♀+♂ gibt eine scheinbar fließende Reihe von Kronengrößen (Tab. 11).

Man wird die Zwitterblüten von 150—200 mm Durchmesser als *vesca*-Typ-♂, von 220—280 mm als *grandiflora*-♂, die weiblichen Blüten von 145—160 mm als *vesca*-Typ-♀, von 180—260 mm als *grandiflora*-♀ anzusehen haben, wie das folgende

Schema verdeutlicht:



Vergleicht man von diesem Gesichtspunkt aus die Blütengröße mit dem Blatttypus — oder mit dem Pflanzenhabitus, so ergibt sich folgende Korrelation:

Die beiden Pflanzen, deren Blatt Fr. 6 im Typus gleicht, haben, obwohl die ♀ Pflanze normalgroße, die ♂ Pflanze sehr kleine Blätter hat, beide die typische *grandiflora*-Blüte (♀ 230, ♂ 280 mm).

In den Intermediärtypen, sowohl ~ 6 als ~ 18, kommen beide Blütentypen vor.

Ganz allgemein scheint der Blütentyp unabhängig zu sein von der Blattgröße und dem Habitus der Pflanze (Tab. 7, Typ i und k), aber korreliert mit dem Blatttyp (Konsistenz und Form). Doch soll diese Frage noch eingehender durchgearbeitet werden.

Resultat:

1. Die Kreuzung Fr. 6 ♀ × Fr. 18 subandr. ♂ (mäßig fertil) $n = 28 \times n = 7$ — liefert eine sterile F_1 (Artkreuzung).

2. In der Geschlechtsaufspaltung folgt die Kreuzung dem Schema:

$\text{♀} \times \text{♂}$ gibt 1 ♀ :1 ♂ . Es wurden 25 ♀♀ :22 ♂♂ gefunden. 7 Pflanzen sind unbestimmt, 12 haben nicht geblüht.

3. ♀ Blüten (genet. ♀) bilden echte Staminodien aus — Anlage des Filamentes und der Antheren, sporogenes Gewebe kommt nicht über das P. M. Z.-Stadium hinaus.

♂ Blüten (genet. ♂) bilden Antheren, deren sporogenes Gewebe bis zur Pollenbildung schreitet. Die „Artunterschiede“, verschiedene Chromosomenzahl oder Artverschiedenheit des Protoplasmas oder Wechselwirkung zwischen Kern und Plasma führen zur Degeneration des Pollens.

4. Der heterozygote Charakter der Mutter Fr. 6 (der auch aus anderen Kreuzungen bekannt ist) bedingt eine vielförmige F_1 .

5. Alle Individuen haben nach Wurzelspitzenzählungen $2n = 35$ Chromosomen, also 28 (von Fr. 6) + 7 (von Fr. 18).

6. Die Habitusunterschiede dieser F_1 -Pflanzen, die — neben Intermediären — denen der diploiden und oktoploiden Reihen in der Gattung *Fragaria* entsprechen, müssen hier (s. Diskussion S. 93) faktoriell durch die verschiedenen Gene von Fr. 6 bedingt sein, wodurch die Dominanz des hochchromosomigen Typs in einem Teil der Pflanzen unterdrückt wird.

Fr. 6 \times 2.

(Hierzu Tafel 4 links, 3. Bild.)

Den Eltern nach ist die Kreuzung Fr. 6 \times 2 der vorigen sehr ähnlich. Die gleiche ♀ *grandiflora*-Sippe Fr. Marienfelde war die Mutter; als Vater wurde die fast reine ♂ Sippe Fr. 2 (identisch mit Fr. 1 aus 4 \times 1) verwendet. Fr. 2 ist viel weniger fertil als Fr. 18. Die F_1 , die nur aus 9 Pflanzen (aus 13 Samen) besteht, reiht sich völlig in die größere Familie aus 6 \times 18 ein. Auch hier sind starke Habitusunterschiede vorhanden, bei der geringen Individuenzahl ist es jedoch nicht zu verwundern, daß die stark eltergleichen Pflanzen fehlen; alle verraten deutlich ihren Bastardcharakter, sowohl im Laub als in der Blüte (s. Tafel 4). Auch hier muß wohl die Heterozygotie der Mutter für die Aufspaltung in F_1 verantwortlich gemacht werden, infolge deren die Dominanz des hochchromosomigen ♀ Gameten \pm stark zum Ausdruck kommt. Bezüglich des Geschlechts ist es auffallend, daß von den 9 Pflanzen nur eine zwittrig ist; die 8 anderen sind Weibchen, nur bei 3 Pflanzen sind gelegentlich kleine Antherenrudimente, fast Staminodien, gefunden worden; die meisten sind, auch in Klonvermehrung beobachtet, davon frei. Die Kreuzung ist hochgradig steril — ebenso wie 6 \times 18. Über die Blütenformen

gibt das genannte Bild Auskunft; sie sind teils vom Typ diploid — teils oktoploid, teils intermediär. Die Fig. 15 zeigt das charakteristische Bild eines sterilen Blüherers — hier aber eines Weibchens.

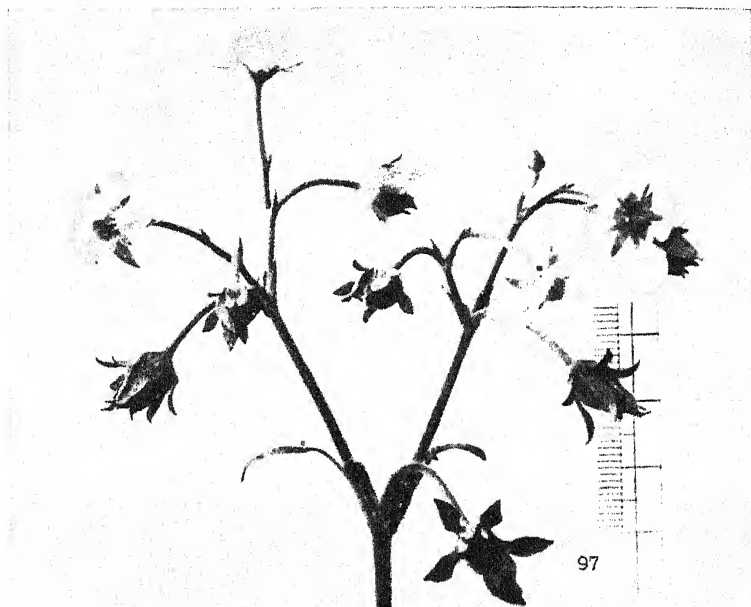


Fig. 15. Fr. 97 = F_1 6×2 ; steriles ♀ aus oktoploid \times diploid.

Die theoretische Deutung dieser Kreuzung ist demnach die gleiche wie für 6×18 .

IV. Diploid \times oktoploid (Tab. 16 Gruppe A II).

Alle Pflanzen dieser Gruppe sind 1925 ausgesät; sie sind 1929 noch im Original vorhanden, außerdem die meisten noch in Klonvermehrung (s. Tab. 16 S. 90 u. Fig. 28).

1. Fr. 259 \times Fr. 13.

F_1 in S. 25,38. 54 S. 12 Kl. = 12 Proz. 9 Pflz. (Fr. 724—732).

Konstante voll fertile *vesca* \times fast steriler oktoploider Zwitter mit Primärbeerenansatz aus $6 [\times 7]$ S. 30; $2n = 35$.

Die 9 Pflanzen kommen 1926 zum erstenmal zur Blüte; sie sind seitdem als ♀♀ oder schlecht entwickelte Zwitter bezeichnet; 1929 sind die „Antheren“ genauer untersucht. Es sind \pm weit entwickelte Staminodien, die durch ihre oft leuchtend orangefelben Theken auf-

fallen; von diesen sind vielfach nur zwei entwickelt; Pollen enthalten sie nie.

Die Dominanzverhältnisse bezüglich Blüte und Habitus sind ebenso variabel wie in 6×18 . Im ersten Jahre mehr vom Oktoploid-habitus, machten sie in der späteren Entwicklung z. T. ganz den Eindruck von *vesca*-ähnlichen Pflanzen. Fr. 724 und 725 haben kleine *vesca*-ähnliche Blüten, 726, 727 und 731 *grandiflora*-ähnliche, die 3 anderen sind intermediär (Fig. 22 Fr. 730). In Fr. 728 wurde seit 1928 Blütenfüllung aus dem Antherenkreis beobachtet.

Seit 1926 völlig steril.

2. Fr. 119 \times Fr. 62.

F₁ in S. 25,36. 142 S. 10 Kl. = 7 Proz. 9 Pfl. (Fr. 716—724).

Sämling aus Fr. *vesca*-Sippe 7, voll fertiler Zwitter \times fast reines Männchen aus Fr. 6 II¹⁾ (s. S. 32). Von den 9 Pflanzen sind 3 gleich der Mutter reine *vesca* — fallen also in Gruppe B Ia. 6 sind echte triploide Bastarde $2n=35$. Es sind besonders kleine, niedrige Pflanzen; in den Klonenbeeten bilden sie dichte, dem Boden anliegende, flache Rosetten. Das Laub ist in allen 6 Bastarden intermediär, teils mehr vater-, teils mehr mutterähnlich; Fr. 722 hat besonders hartes, glänzendes Laub, stärker als Fr. 62; sie gleicht darin noch mehr der Großmutter Fr. 6. Die Blüte ist überall klein; Fr. 717 und 720 gleichen der *vesca*, die anderen sind intermediär, keine ist als *grandiflora* zu bezeichnen. Alle sind durch die 3 Jahre als ♀, Ansatz ÷ bezeichnet; 1929 mit dem Zusatz: Antherenrudimente. Diese sind sehr verschieden stark entwickelt: besonders schwach bei Fr. 720, besonders stark bei Fr. 723. Pollen wird nie entwickelt. Nur 2 Pflanzen haben, in einem Jahr, vereinzelte Nüßchen gebildet.

3 Individuen neigen, in der Klonvermehrung, zu Blütenfüllung aus dem Antherenkreis; besonders stark Fr. 717 (Tafel 4 Mitte).

3. Fr. 129 \times Fr. 13.

F₁ in S. 25,42. 188 S. 11 Kl. = 5,3 Proz. 11 Pfl. (Fr. 779—788).

Sämling aus Fr. *monophylla* (Sippe 9), vollfertiler, ganz konstanter Zwitter \times Fr. 13 (wie oben in 259×13), fast steriler Zwitter. 6 Pflanzen sind reine *monophylla* gleich der Mutter, 5 sind als Bastarde schon an dem (väterlichen) dominanten dreiteiligen Blatt

¹⁾ Die in dieser Gruppe verwendeten Polleneltern Fr. 62, 63, 64, 65 sind Geschwister.

kenntlich. Blatt und Blüten sind intermediär, stehen aber der oktoploiden Gruppe näher. 2 Pflanzen haben 1928 bzw. 1929 schwach vereinzelt angesetzt; es entwickelte sich eine blaßrosa Beere mit Hals (väterliches Merkmal) und oberflächlich (wie bei *monophylla*) aufsitzenden vereinzelt Nüßchen.

Eine Pflanze sieht rein weiblich aus, bei den anderen sind wieder Staminodialgebilde entwickelt.

4. Fr. 125 \times Fr. 63.

F₁ in S. 25,43. 262 S. Anzahl der Keimlinge nicht notiert. 22 erwachsene Pflanzen = 8,4 Proz.

Fr. 125 ist ein Sämling von *Fr. Daltoniana* Sippe 8 — *vesca*-Typ; Fr. 63 ein von einer ♀ Pflanze vegetativ abgespaltener schwach fertiler Zwitter. 6 Pflanzen gleichen der Mutter; von den 16 echten Bastarden gehen eine Anzahl ein, so daß nur 7 zur Beobachtung kommen. $2n = 35$ (Fr. 701—707).

Das Laub steht der Vaterpflanze näher, die Blüten haben *vesca*-Typ; wie die vorigen „♀ mit \pm entwickelten, sterilen Antheren“. Der Ansatz ist etwas stärker (4 Pflanzen von 7); die flaschenförmige Beere ist aber trotzdem wenigsamig; die Form der Beere rührt vom Vater her.

5. Fr. 108 \times Fr. 64.

F₁ in S. 25,41. 161 S. Anzahl der Keimlinge nicht notiert. 22 erwachsene Pflanzen = 13,7 Proz.; davon gehen noch 8 ein; die 14 bleibenden sind echte Bastarde (Fr. 819—831).

Die Mutter ist ein Sämling aus frei bestäubter Fr. 2, ein voll fertiler Zwitter vom *vesca*-Typ (Beere ähnlich Fr. 7); der Vater ein voll fertiler Zwitter aus Fr. 6 II.

Die 22 Bastarde sind alle intermediär, aber die ganze Kreuzung neigt stark nach der Seite des diploiden Elters; im Laub stehen die meisten der Fr. 2 sehr nahe, haben auch den buschigen Habitus derselben; die mehr intermediären ähneln in ihrem niederliegenden Habitus der 3. Kreuzung (S. 25,42).

Die Blüte ist durchweg klein, vom Waldbeertyp, oft grünlich; ♀ mit oft nur ganz schwach angedeuteten Antherenrudimenten oder mit hoch orangerot sich färbenden Antheren. Pollen ist nie entwickelt.

Auffallend stärker als in allen vorhergenannten Kreuzungen ist der Ansatz, der indessen immer noch auf der Stufe eines ganz

vereinzelt ansetzenden, also fast sterilen Zwitters bleibt. Einmal fand sich starke „Beeren“bildung ohne Nüßchen (Fig. 16). Die Beere ist, ähnlich wie in S. 25,36, wenigsamig, flaschenförmig und hell, was wiederum auf den Vater zurückzuführen ist. Im übrigen

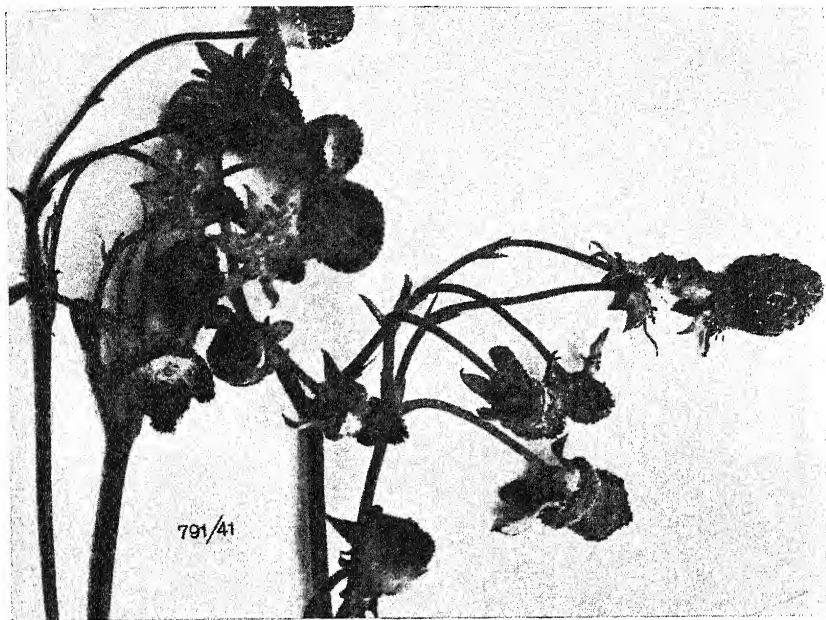


Fig. 16. Extrem starke Anschwellung des Blütenbodens ohne Nüßchenentwicklung in F_1 diploid \times oktoploid.

ist die Kreuzung ausgesprochen metroklin, obgleich der Vater oktoploid ist. Für die ganze Gruppe siehe Diskussion unter: Reihenbastarde (S. 88).

B. Allgemeiner Teil.

I. Geschlechtsverteilung und Geschlechtsvererbung.

a) Ältere Ergebnisse.

Die über mehrere Jahre reichenden Beobachtungen über die Geschlechtsverhältnisse bringen weitere Ergänzungen zu den Resultaten, die besonders VALLEAU, RICHARDSON und DARROW erzielt haben.

In der Gattung *Fragaria* sind morphologisch 3 Geschlechtstypen zu unterscheiden: Zwitter, Weibchen und Männchen, die genetisch zu 2 Typen gehören, Weibchen einerseits, Männchen und Zwitter andererseits. Nachdem von VALLEAU und CORRENS für *Fragaria* Heterogametie im ♀ Geschlecht nachgewiesen war, sowie Dominanz der Getrenntgeschlechtigkeit, sind die älteren Kreuzungsergebnisse verständlich geworden. Seither haben MANGELSDORF u. EAST und DARROW eine Reihe neuer Beobachtungen, besonders die Zwitter betreffend, mitgeteilt. Die Resultate der vorliegenden Arbeit erweitern diese Ergebnisse.

Nach den früheren Untersuchungen (s. Tab. 12 S. 64) liefert

1. Bestäubung von Zwittern mit Zwitterpollen und Selbstung von Zwittern lauter Zwitter; d. h. die Zwitter sind homogametisch.

2. Bestäubung von ♀♀ mit Pollen von ♂♂ bei wilden scharf getrenntgeschlechtigen Arten wie *elatior*, gibt ♀♀ und ♂♂ im Verhältnis 1:1. Bei diesen ♂♂ sind die Receptaculi völlig oder fast völlig reduziert und zur Zeit der Postfloration eingesunken und geschwärzt. Hierher gehört u. a. nach freundlicher mündlicher Mitteilung von Geheimrat CORRENS die von ihm verwendete männliche *elatior*-Sippe.

Soviel ich sehe, ist die *elatior*-Kreuzung von CORRENS der einzige Versuch bei dem die Geschlechtsvererbung innerhalb einer rein getrenntgeschlechtigen wilden Art untersucht wurde. Artkreuzungen zwischen verschiedenen getrenntgeschlechtigen wilden Arten (Tab. 12 I) haben ein etwas abweichendes Resultat gegeben — nämlich neben reinen Männchen auch Zwitter. Dabei ist zu unterscheiden zwischen Kreuzungen gleichchromosomiger und verschiedenchromosomiger Arten,

da bei letzteren Bastardsterilität eine Rolle spielt. Wir kommen darauf später noch zurück.

3. In allen anderen Fällen handelt es sich um die Kreuzung getrenntgeschlechtig \times zwittrig, oder reziprok, also $\text{♀} \times \text{♀}$ oder $\text{♀} \times \text{♂}$; hier lassen sich die Resultate nicht so kurz zusammenfassen. In der Kombination $\text{♀} \times \text{♀}$ ist in den bisher veröffentlichten Versuchen der zwittrige Elter meist eine *grandiflora* (d. h. Kulturform). Auch hier ist, wo *elatio*r eintritt, der Unterschied in der Chromosomenzahl zu beachten.

Die gesamten Kreuzungen zeigen Heterogametie im ♀ Geschlecht und starke Dominanz der Getrenntgeschlechtigkeit, so daß aus der Verbindung $\text{♀} \times \text{♀}$ ♀♀ und ♀♀ , aus $\text{♀} \times \text{♂}$ lauter oder fast lauter ♂♂ entstehen. KUHN (1930), der die Resultate der *Fragaria*-Untersuchungen kürzlich zusammengefaßt hat, zieht aus ihnen den Schluß, daß, wenn die Mutter einer wilden getrenntgeschlechtigen Art angehört, die Kombination Weibchen \times Zwitter Weibchen und Männchen im Verhältnis 1:1 gibt; daß aber, wenn die Mutter eine *grandiflora*, d. h. eine Kulturform ist, die Kombination $\text{♀} \times \text{♀}$ wiederum Weibchen und Zwitter ergibt. Es wird dies als wesentlicher Unterschied zwischen Weibchen der wilden und der kultivierten Sippen angegeben. Es scheint mir indessen, daß weder die vorstehend zitierten Angaben früherer Forscher noch meine eigenen Resultate diese Einteilung und Unterscheidung rechtfertigen.

In Tab. 12 enthält Gruppe I die von KUHN aufgezählten Beispiele für wilde getrenntgeschlechtige Arten, die Weibchen und Männchen wieder im Verhältnis 1:1 herausspalten sollen; Gruppe II seine Beispiele für das Verhalten wilder Weibchen.

Nun gibt schon das erste angeführte wilde Weibchen bei RICHARDSON: ♀ *virginiana* bestäubt mit ♀ *grandiflora* nicht $\text{♀♀} + \text{♂♂}$ sondern: $20 \text{♀♀} + 14 \text{♀♀}$. Aber auch aus (*chiloensis chinensis* \times *chiloensis*) $\text{♀} \times \text{grandiflora}$ ♀ kommen nach der Angabe von RICHARDSON (1920) nicht $12 \text{♀♀} + 12 \text{♂♂}$ heraus, sondern „ ♂♂ oder ♀♀ “. Das gleiche gilt für die meisten Kreuzungen zwischen wilden Arten (Gruppe I) und in Kombinationen $\text{♀} \times \text{♂}$. Die Bestäubung *chiloensis*-Männchen, die etwas zwittrig waren, mit *grandiflora*-Zwitterpollen gab nicht nur ♂♂ , wenn auch in der Überzahl, sondern daneben auch ♀♀ (daß hier keine ♀♀ entstanden, kann ebensowenig auffallen, wie in der Kreuzung II c von CORRENS).

Andererseits traten auch in meinen Versuchen bei der Kreuzung $\text{♀} \times \text{♀}$ zwischen Gartenformen wie auch zwischen den wilden ge-

trenntgeschlechtigen Formen und Gartenformen nicht ausschließlich ♀♀ und ♂♂ auf, sondern neben diesen Zwittern auch Männchen in sehr verschieden hohem Prozentsatz, d. h. Pflanzen, die auf der ♀ Seite steril sind.

Tabelle 12. Übersicht über frühere Versuche über Geschlechtsvererbung.

I. Wilde getrenntgeschlechtige Arten:				
<i>elator</i> × <i>elator</i>	♀ × ♂	21 × 21	1217 ♀: 1210 ♂	CORRENS 1926
<i>virginiana</i> × <i>virginiana</i>	♀ × ♂	28 × 28	17 ♀: 15 ♂ od.	RICHARDSON 1918
<i>virginiana</i> × <i>mexicana</i>	♀ × ♂	28 × 28	20 ♀: 15 ♂ od.	" 1918
<i>chiloensis chinensis</i>	♀ × ♂	28 × 28	26 ♀: 21 ♂ od.	" 1918
× <i>chiloensis</i>				
<i>chil. chinensis</i> × <i>virginiana</i>	♀ × ♂	28 × 28	18 ♀: 14 ♂ od.	" 1918
<i>virginiana</i> × <i>chiloensis</i>	♀ × ♂	28 × 28	16 ♀: 12 ♂: 6	" 1914
(I think pure)				
<i>virginiana</i> × <i>chil. lucida</i>	♀ × ♂ rein	28 × 28	49 ♀: 27 ♂: 16	" 1914
<i>chil. chinensis</i> × <i>elator</i>	♀ × ♂	28 × 21	1 ♀: 8 ♂ od.	" 1920
<i>virginiana</i> × <i>elator</i>	♀ × ♂	28 × 21	♀ + ♂ steril	SOLMS-LAUBACH 1907
II. Wilde getrenntgeschlechtige × <i>grandiflora</i> und reziprok:				
a) <i>virginiana</i> × <i>grand.</i>	♀ × ♂	28 × 28	20 ♀: 14 ♀	RICHARDSON 1914
(<i>virg.</i> × <i>grd.</i> ♀) × <i>grand.</i>	♀ × ♂	28 × 28		VALLEAU 1923
(<i>chil. chin.</i> × <i>chil.</i>)	♀ × ♂	28 × 28		" 1923
× <i>grand.</i>				RICHARDSON 1920
b) <i>virginiana</i> × <i>elator</i> ♀ ¹⁾	♀ × ♂	28 × 21	♀ ♀ + ♂♂ steril	MANGELSDORF 1927
c) <i>grandiflora</i> × <i>elator</i>	♀ (etwas ♂) × ♂	28 × 21	♂♂ steril	CORRENS 1926
d) <i>chiloensis</i> × <i>grand.</i>	♀ (fast rein ♂) × ♂	28 × 28	wenig ♀ + meist ♂	RICHARDSON 1914
III. Kultursorten, <i>grandiflora</i> × <i>grandiflora</i> :				
<i>grandiflora</i> × <i>grandiflora</i>	♀ × ♂	28 × 28	280 ♀: 276 ♀	VALLEAU 1923
<i>grandiflora</i> selbst	s.		1710 ♀ + 38 ♀	" 1923
" "	+ s.		352 ♀ od. som. ♀	" 1923
			(= ♂!)	

Gewiß besteht zwischen den Wildsippnenkreuzungen und den Kreuzungen zwischen den meisten unserer heutigen Kultursorten in der Fertilität ein Unterschied, für dessen Erklärung nach DARROW wir uns KUHN im großen und ganzen anschließen. Die Grenze liegt aber, soweit sie sich überhaupt in dieser Weise ziehen läßt, an einer anderen Stelle.

Zum Verständnis dieser Verhältnisse sind m. E. die folgenden Tatsachen, die sich aus den vorliegenden Versuchen ergeben haben, von wesentlicher Bedeutung:

CORRENS gibt von der getrenntgeschlechtigen *elator*-Sippe mit der er gearbeitet hat, bei welcher an den ♂ Pflanzen der Frucht-

¹⁾ Kulturform.

boden mit den Carpellanlagen reduziert ist, an, daß die gelegentlich an diesen Männchen entwickelten Nüßchen nicht keimen; daß also die geschlechtliche Trennung physiologisch ganz scharf ist.

Bei den in meinen Untersuchungen verwendeten Männchen dagegen ist der Fruchtboden der ♂ Blüten voll entwickelt und gleicht in der Postfloration dem der unbestäubten ♀♀; die Entscheidung darüber, ob die Pflanze zwittrig oder männlich ist, kann erst bei der Reife getroffen werden. Ich habe deshalb solche Pflanzen, die in großen und immer wiederkehrenden Prozentsätzen auch in Kreuzungen ♀×♂ auftreten, als „physiologische Männchen“ bezeichnet; VALLEAU nennt sie „somatic hermaphrodites“.

Nach den Untersuchungen von VALLEAU kommen bei den wilden amerikanischen Arten solche morphologisch zwittrige Blüten, die sich physiologisch wie ♂♂ verhalten, auch vor. Das gleiche geht aus den Versuchen von RICHARDSON hervor, und macht das — von KUHN'S Darstellung abweichende Resultat seiner „Artkreuzungen“ zwischen wilden getrenntgeschlechtigen Arten verständlich. RICHARDSON hat zuerst versucht zwischen morphologischen Männchen und Zwittern, sowie bei diesen zwischen physiologischen Männchen und echten Zwittern zu unterscheiden; seine beiden Auszählungen von 1914 trennen ♂♂ und ♂♀, soviel ich aus der Darstellung ersehe (es ist nicht ganz klar), auf Grund des physiologischen Verhaltens. Es ist also entweder seine Gruppe „♂♂“ morphologisch oder seine Gruppe „♂♀“ physiologisch uneinheitlich. Er hat deshalb späterhin beide zusammengezogen¹⁾; dann aber ist es mißverständlich, wenn diese Kreuzungen einfach als: 1 ♀:1 ♂ gedeutet werden.

Und hier scheint mir der wesentlichste Unterschied zwischen meiner Auffassung bzw. Formulierung und der der früheren Autoren zu liegen: m. E. ist die Unterscheidung zwischen physiologischen und morphologischen Männchen und Zwittern nicht konsequent durchgeführt. Daher die Unstimmigkeiten, die sich vielfach beim Lesen — und beim Zitieren — älterer Arbeiten ergeben. Es ist im folgenden versucht diese Unterscheidung und Begriffsbestimmung scharf durchzuführen.

Physiologische Männchen treten nun nicht nur in den Nachkommenschaften wilder Weibchen auf, sondern auch innerhalb von *grandiflora*-Kreuzungen oder wenn ein *grandiflora*-Weibchen mit Pollen wilder Sippen bestäubt wird (siehe meine Kreuzungen 6×3 [*vir-*

¹⁾ 1918, S. 176: „Some apparent hermaphrodites are really males, but these cannot be distinguished from functional hermaphrodites by simple inspection.“

giniana ♀] und 6×10 [*chiloensis* ♂]). Auch hier stehen, wie zu erwarten, ♂♂ + ♀♀ einer gleichen Anzahl ♀♀ gegenüber, d. h. sie bilden genetisch bezüglich des Geschlechtes eine Gruppe. Innerhalb dieser geschlechtsbestimmten Gruppe „männlich-zwittrig“ läßt sich, unter Berücksichtigung des Gesagten, eine kontinuierliche Reihe fortschreitender Reduktion in den ♀ Geschlechtsorganen aufstellen, d. h. eine Reihe, die durch verschiedene Stufen weiblicher Sterilität bzw. Fertilität gebildet wird.

b) Die weiblichen Fertilitätsstufen.

1. An die Spitze sind die echten Männchen mit reduziertem Receptaculum und Samenanlagen zu stellen. Vereinzelte Nüßchen, die sie hervorbringen, sind nach CORRENS nicht keimfähig. Bei der sehr schlechten Keimfähigkeit der *Fragaria*-Früchte (CORRENS macht über die Anzahl von Keimversuchen keine Angaben) dürfte dieses negative Resultat jedenfalls nicht ohne weiteres auf die ganze Gruppe zu verallgemeinern sein (vgl. die folgende Gruppe). Diese morphologische Stufe ist in meinen Kulturen nicht vertreten. Sie kommt außer bei *elatior* auch bei den wilden amerikanischen Arten vor.

2. An die echten Männchen schließen sich die oben beschriebenen physiologischen Männchen, die morphologisch vollkommene Zwitter darstellen, die aber zu einer Weiterentwicklung der einmal angelegten Nüßchen nicht befähigt sind. Die Beobachtungen, die z. T. durch eine Folge von 6 Jahren, mindestens aber durch 3 Jahre notiert sind, haben eine große Anzahl solcher reiner physiologischer Männchen festgestellt (Fig. 17; Fr. 385). Es lag dabei der Gedanke nahe, daß diese Pflanzen möglicherweise überhaupt steril sind, daß sie also auch keinen normalen Pollen entwickeln können. Dies ist indessen nicht der Fall. Die physiologischen Männchen haben verschieden hohen Prozentsatz guten Pollens; sie sind denn auch, als Männchen zu Bestäubungen gebraucht, fertil gewesen. Hierher gehört auch die viel verwendete ♂ *chiloensis*-Sippe; daß auch Selbststerilität nicht vorliegt, wurde hier mehrfach geprüft; der Versuch, die kastrierte Blüte mit fremdem Pollen zu belegen, ist wiederholt mit negativem Erfolg durchgeführt; auch war in den Freilandbeeten ausreichend Gelegenheit zu Fremdbestäubung gegeben, wie die durchweg gute Fertilität der Weibchen beweist. Trotzdem hat der Klon Fr. 10 seit 1919 nie auch nur ein Nüßchen gezeitigt.

Wahrscheinlich gehören hierher viele der als „männlich“ bezeichneten wilden Arten. VALLEAU spricht konsequent nicht von

„männlich“, sondern stets von „staminate“, wobei er, von *virginiana* sprechend, ausdrücklich (1918, S. 655) erklärt: „the staminate plants bear normal stamens and pistils, which appear normal¹⁾ but which seldom are fertile“. — Nach DARROW ist ein großer Teil der wilden Stämme von *chiloensis* ♂ in Glenn Dale gänzlich steril.

Die 3. Stufe stellt den sehr viel häufigeren Typus dar, daß vereinzelte Samenanlagen nach der Bestäubung zur Entwicklung gelangen. Der Reiz, der von einer solchen befruchteten Samenanlage ausgeht, bewirkt das Fleischigwerden und „Reifen“ des Receptaculums in dem unmittelbar unter ihr gelegenen Teil und führt dadurch zu ganz phantastischen Beerenformen (vgl. Fig. 3 u. Tafel 1). Diese unvollkommenen Beeren, die jedermann von den schlechtbestäubten Blüten des Spätsommers bekannt sind, werden in der amerikanischen Literatur als „nubbins“ bezeichnet. Es ist erstaunlich wie wenige solcher Stimuli — offenbar wenn sie günstig verteilt sind — mitunter zur Vollentwicklung einer Beere führen können (Tafel 1, Bild 3).

Einige Beobachtungen weisen darauf hin, daß dieser Reiz sehr bald nach der Befruchtung wirksam sein muß. Es kommt nämlich gelegentlich zu Anschwellungen des Fruchtbodens, ohne daß ein einziges Nüsschen seine Entwicklung zu Ende geführt hat (Fig. 16 u. Tafel 1).

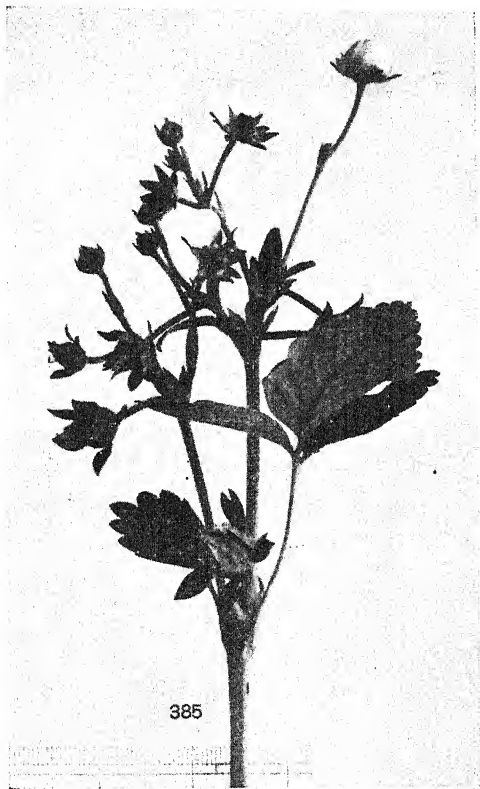


Fig. 17. Fr. 385 = Physiologisches Männchen aus 6 × 3.

¹⁾ Von mir gesperrt.

Wird aber endlich das Nüßchen ausgebildet, so erweist sich ein Teil derselben als nicht keimfähig. Der Prozentsatz nicht-keimender Nüßchen ist besonders bei den diploiden Arten sehr hoch (50—70 Proz.; s. auch die Keimzahlen in den Reihenkreuzungen Tab. 16, S. 92).

Als Beispiel für diese Stufe, die den physiologischen Männchen äußerst nahe steht, sind die Sippen 1 und 2, 18 und eine große Reihe Pflanzen aus der Kreuzung 6×10 und 4×1 zu nennen. In den Tabellen trägt die Gruppe die Bezeichnung schwach-minus (\div), weil in den Protokollen neben minus in einem Jahr „vereinzelt“ in einem anderen Jahr notiert war; dazu oft die Angabe: wenigsamig. Von den amerikanischen Arten scheint nach den Angaben von DARROW *Fr. chilensis* solche Sippen zu besitzen.

Von den Subdiözisten nach CORRENS unterscheiden sich diese Formen dadurch, daß nicht neben morphologisch eingeschlechtigen Blüten zwittrige auftreten, sondern daß die morphologisch gleichgestalteten (nämlich zwittrigen) Blüten im ♀ Teil die Entwicklung in vereinzelter Blüten und auch da nur in einzelnen Karpellen beenden, d. h. daß die meisten Blüten zwar physiologisch männlich, ein Teil aber physiologisch zwittrig ist. Man könnte diese Gruppe deshalb als „physiologische Subandroezisten“ bezeichnen.

Über die Anzahl von Nüßchen in ihrer Verteilung auf die Individuen und Familien ist in Kapitel 1 (Fr. 2 und Kreuzung 4×1) Mitteilung gemacht (s. S. 10 u. 15, Tab. 1 u. 2).

Es war anzunehmen, daß die wenigen an physiologischen Subandroezisten entwickelten Nüßchen nur den Endpunkt einer Entwicklungsreihe innerhalb der Samenanlagen darstellen, der makroskopisch kenntlich wird, während die Reihe selbst — eine zu immer früherer Zeit abgebrochene Entwicklung der Samenanlagen — sich mikroskopisch nachweisen lassen mußte. Das Material zur Untersuchung dieser Frage wurde Herrn Dr. RUDLOFF übergeben. Er konnte zeigen (1930), daß in der zu Stufe 2 gehörigen Sippe Fr. 10 = *chilensis* Nucellus und Integument zur vollen Ausbildung gelangen, die Archeporzellen dagegen, und zwar durchweg, nur bis zum 1., selten zum 2. Schritt der Reduktionsteilung kommen; und daß alsdann eine Degeneration der Samenanlagen vom Nucellus aus erfolgt. (Über die Einzelheiten s. dort S. 84—86.) Aus der Gruppe 3 ist die Sippe Fr. 2 untersucht, bei der „die Hemmungserscheinungen mit der Eliminierung (S. 89) des funktionsfähigen Embryosackes einsetzen, aber in ähnlicher Weise variieren wie bei *Fragaria virginiana*“ (s. unten Gruppe V). Ich habe eine ganze Anzahl dieser selten ent-

wickelten Nüßchen zur Aussaat gebracht; sie haben, im Gegensatz zu den *elatio*r ♂-Nüßchen von CORRENS teilweise gekeimt und voll entwickelte Pflanzen gegeben. So entstand die F_2 4×1 aus Selbstung eines physiologischen Subandrözisten und so wurden aus Spontanansatz 15 weitere F_2 -Familien gewonnen, im ganzen 356 Individuen. Ebenso wurden Nüßchen aus Spontanansatz von Fr. 2 ausgesät und gaben eine Nachkommenschaft

von 36 Pflanzen in S. 19,3 aus $59 +$ viel Samen (2. Beere nicht ausgezählt),

von 44 Pflanzen in S. 20,3 aus 125 S.

Das Keimprozent in diesen Aussaaten war also gering, jedoch nicht geringer als das mancher anderer Aussaaten. Besonders auffallend ist die schlechte Keimfähigkeit der „vollfertilen“ *Fr. virginiana*, wo in einem Fall mit 63 von 125 in S. 20,3 nur 50 Proz. keimten. Die embryologische Untersuchung dieser ♀ *virginiana*-Sippe (Stufe I s. unten) durch RUDLOFF zeigte dementsprechend auch den Verfall eines großen Teiles der Embryonen nach erfolgter Befruchtung; „von den 631 untersuchten Nüßchen zeigten 258 „zusammengedrückte Samenanlagen“ (soll wohl heißen Embryonen); das sind nahe 50 Proz.; sie dürften die nicht keimenden Nüßchen darstellen (s. S. 87 und Fig. 8a bei RUDLOFF).

Auch in Fr. 2 beträgt die Keimfähigkeit der ausgereiften Nüßchen ca. 50 Proz. (42 von 85); aber in Fr. 2 beträgt bereits der Ansatz überhaupt nur einen verschwindenden Bruchteil der angelegten Samenanlagen, während Fr. 3 vollfertil ist. Es ist also bei Fr. 2 eine größere Variabilität im Zeitpunkt der Eliminierung der Samenanlagen anzunehmen als bei Fr. 3. Die Untersuchung dieser Sippe ist deshalb noch auf breitere Basis zu stellen.

Unter den keimfähigen Pflanzen wiederum sind in einer großen Anzahl von Kreuzungen und Selbstungen Zwerge von so winzigen Ausmaßen beobachtet worden, daß an ihrer Lebensfähigkeit von vornherein gezweifelt wurde (Z-Zwerge bei 4×1 und 6×18 , S. 17 u. 43 und Tafel 1 u. 3). Sie sind denn auch, mit verschwindenden Ausnahmen, im ersten Sommer, z. T. aber erst nach erstaunlich langer Zeit, eingegangen, zumeist nach Ausbildung einer winzigen dichten Blattrosette und eines stark verholzten, verhältnismäßig großen, aber sehr dünnfaserigen Wurzelsystems. Leider konnte die Chromosomenzahl in diesen Jugendstadien nicht festgestellt werden. Die erste Vermutung von MANGELSDORF-EAST, die solche Zwerge in der Kreuzung diploid \times oktoploid sowie in *Fr. vesca* \times *Duchesna indica*

bekommen haben, daß sie nämlich haploid sind, hat sich (EAST 1927) nach YARNELL nicht bestätigt¹⁾.

Abgesehen davon ist es mir aber gelungen, 2 solcher Zwerge aus der Kreuzung 6×18 (Fr. 352 und 353), die im ersten Sommer zu den Z-Zwergen gezählt waren, am Leben zu erhalten und im letzten Sommer cytologisch zu untersuchen. Die Chromosomenzahl ist $2n = 35$ (Fig. 18).

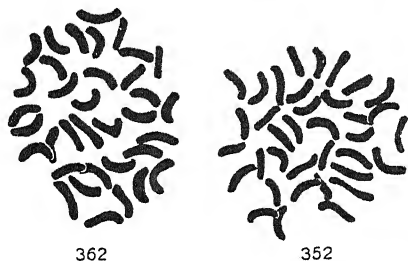


Fig. 18. 35 Chromosomen in Wurzelspitzen von Z-Zwergen aus 6×18 .

Damit ist für diese Zwerge echte Bastardbildung nachgewiesen. Sie können daher mit ihren lebenden normalgroßen Geschwistern einerseits, mit ihren frühsterbenden und ihren ungekeimten Embryonalgeschwistern andererseits verglichen werden.

Dazu kommt ein zweites, daß nämlich solche Zwerge nicht nur in Reihenkreuzungen auftreten, sondern auch in intraserialen Kreuzungen; so in $4 \times 1 = \text{vesca} \text{♀} \times \text{♂}$, ebenso in Selbstungen diploider und oktoploider Sippen.

Tab. 13 gibt eine Übersicht der beobachteten Zwergbildung.

Tabelle 13.

Saat-Nr.	Kreuzung	Chromosomenzahl	Keimlingstypus				Figur
			normal	Halbzweig	Zweig	Z-Zweig	
22,4	$F_1 6 \times 18$	okt. \times dip.	51	15	10	12	Tafel 3 oben " 3 Mitte
22,15	$F_2 4 \times 1$	di. selbst	69	12	9	14	
22,16	$F_2 6 \times 7$	okt. selbst	86	15	16	10	
22,18	"	"	73	7	15	8	
22,19	"	"	55	—	4	2	
22,22	$\left. \begin{array}{l} F_2 4 \times 1 \text{ aus} \\ \text{unkontrollierter} \\ \text{Heterostäubung} \end{array} \right\}$	di. selbst	3	2	4	3	
22,27			72	9	2	7	
22,28			85	5	2	16	
22,30			39	1	4	6	
22,31			30	—	—	4	
Σ			573	66	66	82	

In den 10 Kreuzungen machen also die Z-Zwerge 82 von 787 = 10,4 Proz. aus.

Eine Selbstung von *virginiana* (325 Keimlinge) ist auf die einzelnen Gruppen hin nicht ausgezählt.

¹⁾ Er hatte dieselbe cytologische Schwierigkeit: „since the root system is meagre“.

Aus dieser Tatsache folgt, daß die Zwergbildung nicht kausal an die verschiedene Chromosomenzahl der Eltern geknüpft ist, wie z. B. EAST annimmt. Man kann sie vielmehr als das Endglied der Reihe auffassen, in der die Sterilität sich in einer immer weiter hinausgeschobenen Letalwirkung geltend macht. Es ist schwer vorstellbar, wie der Nachweis über Art und Zeitpunkt dieser Entwicklungshemmung in den zur Z-Zwerg- oder Zwergbildung fortschreitenden Embryonen geführt werden kann. Nur solange der Tod im embryonalen Zustand eintritt, konnte die cytologische Analyse den Zeitpunkt und die Art des Absterbens aufdecken. Eine Zwischenstufe, wie sie von so vielen Bastarden bekannt ist, wobei die Pflanzen über das Kotyledonenstadium nicht hinauskommen, ist mir bisher entgangen, obgleich allerdings manche Sämlinge in der Samenschale eingingen. Das hat aber so vielfach äußere Ursachen, daß zur Aufstellung einer solchen, theoretisch postulierten Kategorie besonders gerichtete Aufmerksamkeit erforderlich wäre. Ich habe diese Unterscheidung der sterbenden Keimlinge bisher nicht durchgeführt. Die in 4×1 beobachteten weißen Keimlinge (29 von 158) dürften nach Erfahrung bei anderen Objekten letale Rezessive sein.

Damit dokumentiert sich makroskopisch die Sterilitätsreihe in folgenden Stufen:

1. Kein Erfolg der Befruchtung, Receptaculum und Nüßchenanlagen vertrocknen;
2. Wirkung des Bestäubungsreizes auf das Receptaculum, schwach aber gleichmäßig, ohne daß die Samenanlagen die Entwicklung zu Ende führen;
3. Ausreifen einzelner Nüßchen, was das Anschwellen der unter ihnen gelegenen Teile des Receptaculums bewirkt;
4. schlechte Keimfähigkeit der voll entwickelten Nüßchen;
5. Zwergbildung:
 - a) nichtlebensfähiger Zwerge,
 - b) lebensfähiger Zwerge.

Daß die letzte Gruppe auch durch Kombinationswirkung von Wachsfaktoren zustande kommen kann, dürfte auch aus meinen Versuchen (s. die Zwerge in 6×18) mit Sicherheit gefolgert werden. Endlich stellt Tafel 3 unten einen „dominant mendelnden“ Zwerg neben seinem normalen Geschwister aus 6II Kreuzung 32 dar.

Die 4. ♀ Reduktions-Stufe ist ein Fertilitätstypus, den besonders DARROW klar herausgearbeitet hat und der dadurch charakterisiert ist, daß der „vereinzelte“ Ansatz des morphologisch vollkommenen Zwitters sich nicht sporadisch über die ganze Pflanze verteilt, sondern daß,

wenn überhaupt Ansatz sich findet, nur eine oder einige der „Primärbeeren“ (Fig. 19 u. 20) des Blütenstandes entwickelt sind; dazu können, bei größerer Fertilität noch gelegentlich die beiden nächsthöheren, also Sekundärbeeren des Blütenstandes treten. Sie sind im Gegensatz zu denen der vorigen Stufe vollsamig und daher voll normal entwickelt. Man könnte diesen Typus als eine Form physiologischer Monoëzie bezeichnen: „physiologische Andromonoëzie“. Diese Art des Ansatzes ist für die Pflanze so charakte-

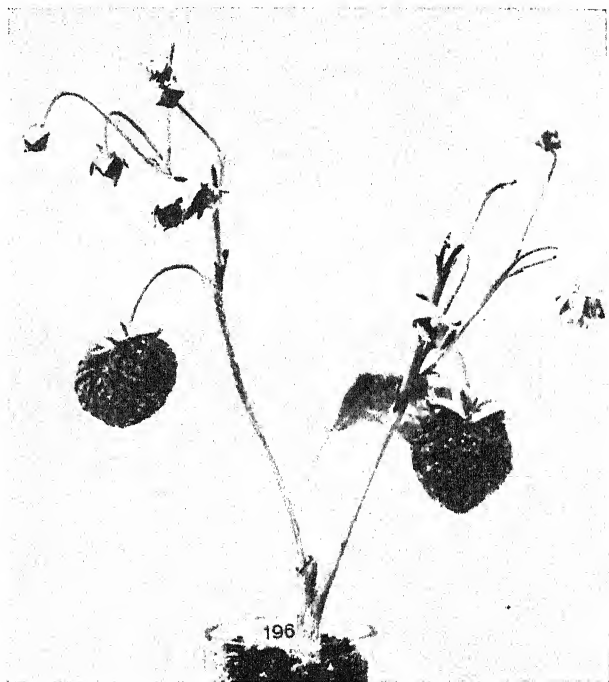


Fig. 19. Primärbeerenträger, physiologischer Andromonoëcist aus 6×3 .

ristisch, daß, nachdem sie einmal erkannt ist, sie durchaus von dem vorigen Typus getrennt werden muß, obgleich bei dem Grenzfall: Ansatz \div beide einander gleich sind. Aus diesem Grunde ist leider die Unterscheidung erst im Laufe der Beobachtungsjahre mit Sicherheit erkannt und erst in den letzten Jahren streng durchgeführt worden. Die Rubrik IV (—) der Tabellen enthält deshalb diesen Typus, wenn der Ansatz sehr gering war, während Primärbeerenträger mit reichlicherem Ansatz, z. B. häufig entwickelten Sekundärbeeren in die Rubrik Ansatz schwach (!) gestellt sein mögen — dort stehen sie

dann zusammen mit Pflanzen, welche aus irgendeinem anderen Grunde, meist wohl ernährungsphysiologisch bedingt, schwachen Ansatz hatten. Hierher gehörten 2 von VALLEAU untersuchte Pflanzen (Herbarmaterial) von *Fr. chiloensis* vom Lake Merced, California; auch beschreibt er diesen Typus als bei wilder *virginiana* vorkommend, sowie unter Kultursorten bei der Sorte Glenville.

An anderer Stelle gibt er an (für *virginiana*), daß diese ersten, später ansetzenden Blüten morphologisch weiblich sind. Das ist in meinem Material ebensowenig der Fall wie in den eben genannten Beispielen; es handelt sich also um ♀ fertile Zwitterblüten.

5. Die letzte Gruppe sind die vollfertilen Zwitter (Fig. 4), die bei Selbstung, ebenso wie spontan aus allen Blüten vollsamige Beeren entwickeln, in

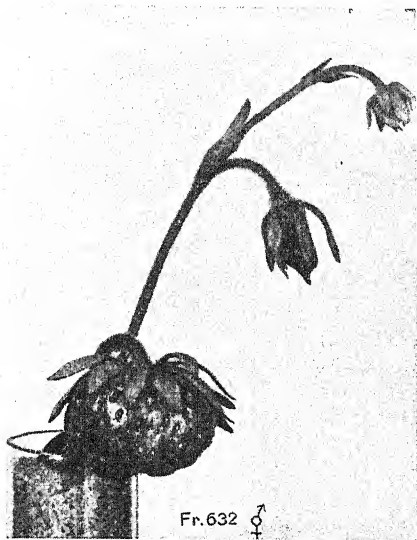


Fig. 20. Fr. 632 Primärbeerenträger, physiologischer Andromonoecist aus 6×10 .

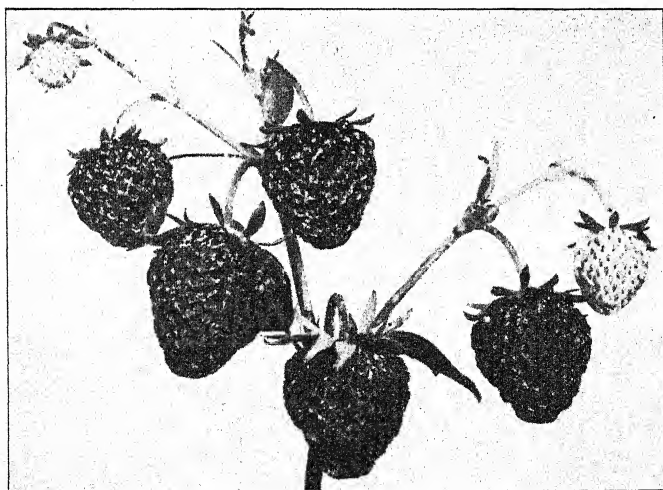


Fig. 21. Fr. 872 ♀ aus 6×10 Vollansatz. (Aus Ber. D. b. G. 1930, 48.)

Abhängigkeit nur von Witterung und Ernährung. (Hierher Fr. 3 = *virginiana*.)

Ihnen in Fertilität gleichzusetzen sind die ♀ Pflanzen (Fig. 21), die in meinen Versuchen, mit vereinzelt Ausnahmen (s. unten), stets Vollansatz haben, was mit den Beobachtungen anderer Forscher übereinstimmt. (Übrigens, wie gesagt, das beste Kriterium dafür, daß es an ausreichender Bestäubung [Insektenbesuch] durch die Reihe der Versuchsjahre nicht gefehlt hat.) Die Fig. 22—24 zeigen

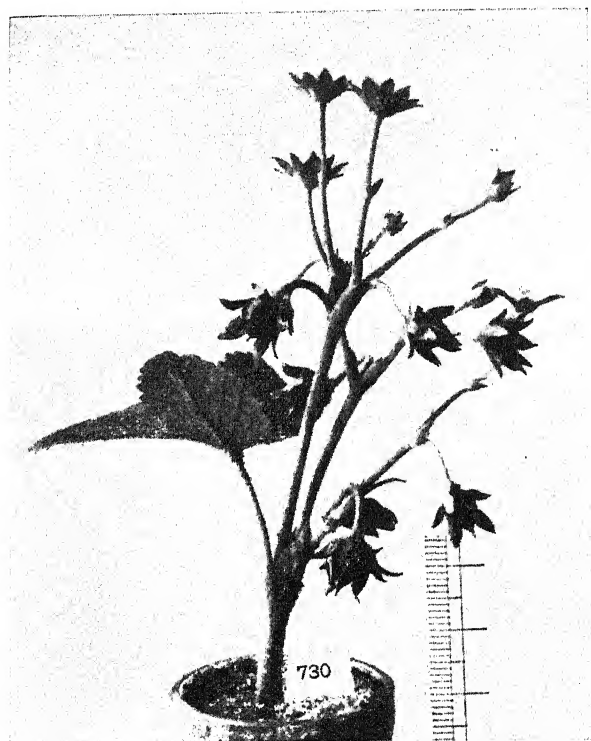


Fig. 22. Postfloration eines physiologischen Männchens aus 259 \times 13 (diploid \times oktaploid).

das Bild der Postfloration von einem physiologischen „♂“, fertilen ♀ und fertilen ♂. Es wurden aber, was ausdrücklich mitgeteilt werden soll, Blütenstände, bei denen die obersten 2—3 von oft 10—15 Blüten steril geblieben waren, zu vollfertil gerechnet; erst später bin ich darauf aufmerksam geworden, daß dies bei den vollfertilen Zwittern sehr häufig ist, bei den Weibchen dagegen fast nie vor-

Tabelle 14. Vererbung der Fertilität der Zwitter.

Fertilität		Nr. der Kreuz.	Eltern	Aufspaltung ♀: ♂	Ansatz der Zwitter in Proz.					Proz. + u. +	Kurve Nr.	
der Nachkommen	der Eltern				+	+	+	+	+			
1. Alle ♂ +												
a) aus ♂ selbst	++ ++ ++ ++ ++ ++ ++ ++	4 20 32 33 35 36 24 23	383 s. 60 s. 171 s. 172 s. 207 s. 371 s. 64 × 61 62 × 61	35 72 102 9 30 65 35 32	100 100 100 100 100 100 100 100					100 100 100 100 100 100 100 100		
b) aus ♂ × ♂	++ ++ ++ ++ ++ ++ ++ ++											
2. ♂ + bis ÷												
a) aus ♂ s.	++ ++ ++ ++ ++ ++ ++ ++	2 18 10 6 1 12 14 13 11 25 26 27	377 s. 59 s. 13 s. 281 s. 6 × 3 12 × 13 65 × 13 12 × 14 12 s. 60 b A s. 65 s. 65 a (× 119)	141 301 55 172:199 169:169 112:118 15:17 31:41 40:34 81:85 36:42 71:61	41 49 60 41 33 47	15 10 10 23 8 7	13 17 14 11 9 18 22	14 14 18 18 30 30 22	7 9 2 9 12 12	56 60 70 65 40 54	IIb, IIIb VIa VIa IVe IIa, IIIa Vc	
b) aus ♂ ex ♀	++ ++ ++ ++ ++ ++ ++ ++											
c) aus ♂ × ♂	++ ++ ++ ++ ++ ++ ++ ++											
d) aus ♀ s.	++ ++ ++ ++ ++ ++ ++ ++											
3. ♂ + bis ÷												
a) aus ♂ s.	++ ++ ++ ++ ++ ++ ++ ++	19 5 8 28	61 s. 387 s. 387 × 382 58 × 59	65 70:72 74:69 105:109	79 54 59 41	5 28 19 37	3 3 3 4	10 13 13 10	5 3 6 8	83 82 78 78	VIb IVd IVf VIIa	
c) aus ♂ × ♂	++ ++ ++ ++ ++ ++ ++ ++											
4. Alle ♂; ÷ > + aus ♂ s.	—	7	27 s.	43	14 23	7	16	40	37	IIc, IIIc		

Kurve zweigipfelig.

zu geringe Zahl

Exzeß in +; 2. Gipfel schwach.

Exzeß in ÷.

16

40

56



Fig. 23. Postfloration eines fertilen Weibchens aus 6×3 .

kommt. Die Spitzenfertilität des Weibchens ist also im allgemeinen größer, jedenfalls sicherer als die der vollfertilen Zwitter.

Genetik der ♀ Fertilität. Es unterliegt bereits nach den ersten Versuchen keinem Zweifel, daß diese 5 verschiedenen Stufen genetisch fest bedingt sind, wenn auch die Prüfung der physiologischen Subandroezisten und Andromonoe-

zisten wegen des schlechten Ansatzes nur spärlichen Erfolg gehabt hat (Tab. 14).

Aus den Tabellen 3—5 und 14 geht hervor:

1. Vollfertile Zwitter können für ihren Fertilitätsgrad konstant sein (Tab. 14 Gruppe 1, Selbstungen).

2. Schwachfertile Subandroezisten können für ihren Fertilitätsgrad konstant sein (Diploidkreuzung: Fr. $4 \times 1 F_2$ nicht in Tab. 14 aufgenommen), m. a. W. 1. und 2. sind homozygot für bestimmte Sterilitäts- bzw. Fertilitätsfaktoren.

3. Bei Kreuzung mit einem vollfertilen Elter ($\text{♂} \times \text{♀}$) dominiert Vollfertilität; der Einfluß des Fertilitätsgrades des anderen Elters machte sich daher in Zwitterkreuzungen, in denen der eine Elter vollfertil ist, nicht geltend (Gruppe 1, Kreuzungen).

4. Andererseits spaltet ein großer Teil der vollfertilen Zwitter bei Selbstung in die verschiedenen Fertilitätsstufen auf — muß also für diese Sterilitätsfaktoren heterozygot sein, und zwar, wie der Vergleich von Fr. 61 und Fr. 377 (Kurve III b u. VI b S. 25 u. 34) zeigt, in verschiedener Weise: Fr. 61 spaltet weit mehr vollfertile Zwitter ab; bei Fr. 377 ist die Kurve stark nach steril hin verschoben (Gruppe 2 u. 3).

5. Aber auch physiologische Subandroezisten und physio-

logische Andromonoezisten sind nicht immer homozygot, sondern spalten wieder in alle bekannten Typen auf (Beispiel: Fr. 13 Kurve Va und Fr. 27 IIIc). Dabei ist die prozentuale Verteilung der Grade in diesen beiden von phänotypisch gleichartigen Mutterpflanzen stammenden Familien sehr verschieden. Fr. 27 vererbt eine Tendenz zu hoher Sterilität (Gruppe 4: 14—23—7—16—40); Fr. 13 gleicht in bezug auf die Tendenz seiner Nachkommen



Fig. 24. Postfloration eines fertilen Zwitters aus 6×3.

(60—10—11—18—2) vielen vollfertilen Pflanzen (Gruppe 2). Die „physiologische Andromonoezie“ ist also nicht einfach rezessiv gegenüber Vollfertilität, sondern wird viel komplizierter vererbt.

Für eine faktorielle Formulierung reicht das Material noch nicht aus. Doch läßt sich aus den bisherigen Ergebnissen folgern,

daß die verschiedenen Fertilitätsformen der morphologischen Zwitter bei *Fragaria* durch eine Reihe selbständiger Faktoren bedingt sein müssen; nicht nur solcher, die im Verhältnis quantitativer Abstufung zueinander stehen, sondern auch solcher, deren Wirkung qualitativ verschieden ist. Ein Sterilitätsfaktor — oder eine Reihe solcher — entscheidet darüber, ob alle Blüten fertil sind, oder nur die ersten, oder keine; es resultiert Vollfertilität, physiologische Andromonoezie oder physiologische Androezie. Diese Reihe kann sehr wohl als eine quantitative angesehen werden, etwa im Sinne einer Reihe multipler Allele; doch ist zu beachten, daß in einer Aufspaltung alle drei Modi nebeneinander vorkommen, was dieser Deutung zuwider ist. Davon ist qualitativ verschieden die Tendenz, die Entwicklung nur weniger Samenanlagen zu Ende zu führen (physiologische Subandroezie). Es wird also dafür ein oder eine Gruppe von anderen Faktoren verantwortlich zu machen sein, obgleich das Endglied: „keine Samenanlagen werden entwickelt“, mit der obigen Reihe zusammenläuft.

Endlich ist hiervon noch eine verschiedene Durchschlagskraft in der Nachkommenschaft zu unterscheiden: Einzelindividuen können eine Tendenz zu hoher oder zu geringer Sterilität vererben.

VALLEAU hat diese „Tendenz“ auch erkannt; er sagt: „Die Tendenz zur Sterilität in einer diözischen Art kann durch das wilde Weibchen, das fertil ist, auf die zwittrigen Nachkommen vererbt werden.“ Zweifellos ist also die Vererbungsweise der ♀ Sterilität in den morphologischen Zwittern bei *Fragaria* außerordentlich kompliziert und noch weit von einer befriedigenden Erklärung entfernt.

Blickt man von diesen Ergebnissen auf die Resultate der früheren Untersuchungen (S. 64, Tab. 12) zurück, so wird die Annahme zwingend, daß die hier analysierten Sterilitätsfaktoren bereits in den wilden amerikanischen Arten vorhanden sein müssen. Ob unsere ♂ *virginiana*-Sippe für alle Fertilitätsfaktoren homozygot ist, kann aus der Kreuzung 6×3 nicht erschlossen werden, da sicher Fr. 6 heterozygot ist. RICHARDSON'S *virginiana*-Sippen, die original-amerikanisches Material sind, sind es jedenfalls nicht; sie geben deshalb nicht einfach ♀♀ und ♂♂, sondern spalten auf wie mein Material; nur ist in all den älteren Versuchen zwischen den verschiedenen Sterilitätstypen nicht — oder nicht scharf — unterschieden worden. Sicherlich führt auch die wilde *Fragaria chiloensis* Sterilitätsfaktoren mit sich — meine hochgradig sterile Kreuzung Fr. 6×10 steht nicht allein da; berichtet doch auch DARROW, daß von über hundert Kreuzungen von *chiloensis* mit Kultursorten die meisten partiell

steril sind — seine Abbildung zeigt den „Primärbeerentypus“ (1927, S. 395).

Wenn in den Kulturformen die Aufspaltung mehr fertile, ja teilweise lauter fertile „Zwitter“ liefert, so ist das — und darin stimmen wir mit DARROW und KUHN wieder überein, auf eine unbewußte oder bewußte Auslese der Züchter zurückzuführen, welche die Sippen mit Sterilitätsfaktoren ausmerzten.

Die Sterilitätserscheinungen scheinen mir aber zu verschiedenartig, um sie alle auf die Wirkung der allmählich (von α auf α_0) veränderten Valenz des einen — die mendelnde Geschlechtsaufspaltung bedingenden — Realisators zurückführen zu können (KUHN 1930). Die komplexe Natur der Sterilitätserscheinungen ist uns bei den höheren Pflanzen ja nichts Ungewohntes mehr; ich erinnere nur an die Sterilitätsanalysen bei *Nicotiana* und bei *Prunus* (EAST, BRIEGER, CRANE) die zur Feststellung einer größeren Anzahl von festbestimmten Sterilitäts genen geführt haben. Die vorliegenden Ergebnisse bei *Fragaria* scheinen mir durchaus in derselben Richtung zu verlaufen: daß neben den Realisatoren verschiedenartig und festbestimmt wirkende Sterilitätsfaktoren wirksam sind.

Die Gruppen II: physiologische Männchen und V: vollfertile Zwitter, in denen sich alle Samenanlagen gleichartig verhalten, ebenso aber auch IV: physiologische Andromonoexisten, in denen regelmäßig nur die erstentwickelten Blüten fertil sind, sind ohne weiteres genetisch und entwicklungsphysiologisch vorstellbar. Schwerer dagegen ist es sich ein Bild über die Vorgänge in Gruppe III, den sporadisch, scheinbar ganz willkürlich ansetzenden Scheinzwittern zu machen. Sie werden aber bei Berücksichtigung der obigen Kreuzungsergebnisse verständlicher. Was dort, erblich fixiert in verschiedenen Familien und Individuen auftritt, äußert sich phänotypisch an ein und demselben Individuum. Es handelt sich um Formen, die nicht einen bestimmten Fertilitätsgrad, sondern eine bestimmte Tendenz — die Tendenz zu häufig oder weniger häufig durchgeführter Entwicklung der Samenanlagen — vererben. Der Fertilitätsgrad ist labil, während er in Gruppe II und V genotypisch fixiert ist. Wir finden hier in den Fertilitätserscheinungen dieselben Verhältnisse, wie in den immermutierenden Sippen. Wie *Antirrhinum mut. striata* (i_2 nach BAUR), faktoriell bedingt, die Fähigkeit vererbt, vegetativ, sporadisch und willkürlich, zu mutieren, so wird hier die Fähigkeit vererbt, vegetativ, sporadisch und willkürlich die Entwicklung einzelner Samenanlagen zu Ende zu führen. Wie bei *Antirrhinum*, so bestehen daneben auch hier Sippen, bei denen einzelne

Stufen erblich fixiert sind. Bei *Antirrhinum* gibt es *striata*-Sippen, die frühen Rückschlag, daher starke Streifung und solche, die späten Rückschlag, daher sehr geringe Streifung vererben. Ebenso zeigt der Vergleich der Fr. 1 und Fr. 18 und besonders die F_1 der Kreuzung 4×1 , daß es Individuen und nachfolgend Sippen gibt, die stärker und solche, die geringer zu Ansatz neigen — d. h. die nach stattgehabter Befruchtung öfter als andere die Entwicklung fortsetzen und vollenden. Entwicklungsphysiologisch ist dies in der Weise zu verstehen, daß eine Konkurrenz der Samenanlagen um ein bestimmtes, erblich fixiertes Maß an Material oder Wachstumsenergie stattfindet, derzufolge die einen (viele oder nur wenige) auf Kosten der anderen weiterleben.

Analoge Verhältnisse finden sich nach CORRENS (1928, S. 31) auch bezüglich des Zahlenverhältnisses zwischen ♂, ♀ und ♀ Blüten auf einer andromonoözischen oder subandroözischen Pflanze. Wie dort verschiedene Sippen „erblich stärker oder schwächer dazu veranlagt sind, neben zwittrigen auch eingeschlechtige Blüten hervorzubringen“, so liegt es hier mit dem physiologischen Ausdruck des Geschlechts. Die Sippe Fr. 1 und 2 hat selten physiologisch ♀ Blüten, die meisten sind physiologisch ♂ — oder, anders ausgedrückt: der physiologische Subandrözist Fr. 2 ist weiblich fast steril. Bei Fr. 18 wird die Entwicklung auf ♀ Seite viel häufiger zu Ende geführt: Fr. 18 ist ein schwach fertiler physiologischer Subandrözist.

Nachdem die RUDLOFF'schen Untersuchungen an einer Anzahl Ausgangssippen die Reduktionsmodi festgestellt und damit die Grundlage geschaffen haben, wären auch die aus Kreuzungen abgespaltenen erblich fixierten Typen daraufhin zu prüfen, ob in der Tat der oben vertretenen Auffassung entsprechend die Ausbildung der Samenanlagen stets bis zu dem gleichen festbestimmten Punkt durchgeführt wird, während in den „labilen Sippen“ — unsere Sterilitätsgruppe III — alle Stufen der Entwicklung vertreten sind.

Zum Schluß wäre noch zu erwähnen, daß ganz vereinzelt in fertilen Kreuzungen auch reine ♀♀ beobachtet sind, die durch alle Beobachtungsjahre steril gewesen sind, während, wie oben erwähnt, im Ansatz der ♀♀ sonst keinerlei Typenunterschiede gefunden worden sind. Es waren dies:

in 6×3	3 Individuen,
6 $[\times 7]$	1 Individuum,
6 II	2 Individuen,
6×10 Rückkrz.	1 Individuum.

Davon sind 5 zur Zeit nach am Leben und unter Beobachtung.

c) Männliche Sterilität.

♂ Reduktionsreihe. Neben der Reihe von Reduktionserscheinungen (Sterilitätserscheinungen) auf weiblicher Seite, welche durch die Stufen: \pm frühen Verfall des Embryo, schlechte Keimung und Zwergbildung gekennzeichnet sind, wurde in den Versuchen eine entsprechende Reduktionsreihe auf männlicher Seite deutlich, für die ebenfalls bei früheren Beobachtern Material beigebracht ist und die die Erscheinung des Geschlechtswechsels hervorbringt.

Diese Reihe führt von der ♂ Blüte zur ♀ Blüte, indem morphologisch eine Rückbildung der Antheren erfolgt. Es können dabei sowohl die einzelnen Geschwister innerhalb einer Familie (genetisch verschieden), als die einzelnen Individuen eines Klonen (genetisch identisch), als endlich die einzelnen Blüten an einer Pflanze alle Übergänge von vollzwittrigen Blüten mit der normalen Anzahl guter Antheren, über Blüten mit geringer Anzahl oder schlecht entwickelten Antheren, zu rein ♀ Blüten zeigen. Besonders auffällig ist es, wenn die Zwischenstufen fehlen und, was sehr häufig der Fall ist, rein ♀ Blüten neben ♂ stehen.

Diese Erscheinung führt dazu, daß bei der Notierung des Geschlechts für ein und dasselbe Individuum (oder den Klon) zu verschiedener Zeit Differenzen in den Angaben vorkommen können und man hat von Geschlechtswechsel gesprochen. Auch aus diesem Grunde wurde die Beobachtung der Einzelpflanzen für das Geschlecht stets mehrere Jahre durchgeführt.

Diese Reihe ist bereits von RICHARDSON (1914), danach von VALLEAU (1918) und letzthin auch von DARROW beschrieben worden; VALLEAU hat sie besonders bei der wilden *Fr. virginiana* untersucht. Er sowohl wie RICHARDSON fanden den Geschlechtsausdruck außerordentlich schwankend. Bei RICHARDSON sind die beiden Reihen weiblicher und männlicher Sterilität zusammengeschlagen; es wird sich zeigen, daß es richtiger ist, beide begrifflich scharf auseinanderzuhalten. Schöne Abbildungen hierzu gibt DARROW (1927).

Äußerlich, makroskopisch, war dabei zu unterscheiden zwischen dem Ausfallen ganzer Antheren von der Normalzahl n (♂) bis zu Null (♀) einerseits und einer Reduktion der in voller Zahl vorhandenen Antheren im eigentlich sporogenen Teil andererseits, die in den ♀ Blüten schließlich nur nach staminodiale Stummel zur Entwicklung kommen läßt (s. Tafel 4).

Für den ersten Typus, das Ausfallen ganzer Antheren, finden sich Beispiele in den Kreuzungen 6×10 und $6[\times 7] F_2$

(oktoploid) (Fr. 603 u. 580); in 6×2 (Fr. 100) und vereinzelt in 6×18 (Fr. 530) (oktoploid \times diploid); alle auf Tafel 4.

Sehr auffallend und immer wieder beobachtet ist dabei die Tatsache, daß die in dieser Weise umgebildeten weiblichen Blüten genau so wie diejenigen genetisch reiner Weibchen eine kleinere Krone haben, als die männlichen bzw. zwittrigen Geschwisterblüten (s. den ♀ Sproß in Topf 579 Tafel 5 unten und besonders Fr. 100 u. 603 Tafel 4). Dies deutet auf eine entwicklungsgeschichtliche gegenseitige Abhängigkeit von Krone und Antheren auf sehr frühem Stadium hin. Es scheint, daß die Entwicklung der Antheren fördernd auf die der Petalen wirkt¹⁾ (vgl. auch in: Reihenkreuzungen S. 105).

Der 2. Typus, der besonders in den Reihenkreuzungen, aber auch in $6 [\times 7] F_2$ ausgebildet ist, zeigt (Tafel 4 Fr. 524 a, 603 a u. 100) alle Zwischenstufen zwischen vollentwickelten Antheren mit freiem, \pm sterilem Pollen und völlig staminodial ausgebildeten Antheren, also morphologisch reinen Weibchen — die Antheren, welche Pollen ausbilden, sehen makroskopisch normal und gelb aus; wird der Pollen nicht entlassen, sondern verquillt und verklumpt in den Antheren, so schrumpfen diese während der Blüte, sind häufig orangerot verfärbt oder schwärzen sich (anscheinend verschieden in Abhängigkeit vom Wetter, besonders Regen). Die Grenze zwischen echten Staminodien und schlecht entwickelten Antheren ist dabei oft mit freiem Auge schwer zu ziehen und die Geschlechtsnotierung wird schwankend. In der Kreuzung 6×18 z. B. konnte (s. im speziellen Teil) zur Auszählung des Geschlechtsverhältnisses mit Vorteil die mikroskopische Analyse zu Hilfe genommen werden. Danach ließen sich in dieser Kreuzung Staminodien (der ♀ Blüten) und schlechte Antheren (der Zwitter) in den fertigen Blüten deutlich unterscheiden: in den ersten wird das sporogene Gewebe nicht oder nur eben angelegt, in den ♂ Blüten findet die Degeneration erst nach der Pollenbildung statt (s. die Fig. 11—14).

Eine Anzahl Pflanzen zeigt die beiden Reduktionstypen im ♂ Geschlecht kombiniert, wofür auch VALLEAU Beispiele gibt.

Die genauere cytologische Analyse dieser Reduktion (2. Typus) wurde ebenfalls Herrn Dr. C. F. RUDLOFF überlassen. Aus seinen Untersuchungen i. c. geht hervor, daß von den Sippen des Dahlemer Sortiments die weiblichen Sippen: Fr. 6 = Marienfelde, Fr. 19 = *grandiflora*, Fr. 407 = *clatior* Alt-Schlage echte Staminodien besitzen (nach

¹⁾ Dasselbe fand KUHNE bei *Thalictrum* (Zusatz nach Abschluß des Manuskripts).

Definition bei RUDLOFF: ohne Anlage des sporogenen Gewebes). Die Zwitter und physiologischen Subandroezisten Fr. 4 = *vesca* Straßburg ¹⁾, Fr. 3 = *virginiana*, Fr. 1 = *vesca*-Bastard, Fr. 18 = *Hagenbachiana* besitzen echte Stamina; dagegen die untersuchten Bastarde nur „funktionslose Stamina“ ²⁾ und Staminodien. Auch die Zwischenstufen bei VALLEAU stammen alle von Bastarden, deren „genetisches“ Geschlecht nicht geprüft ist. Wir kommen hierauf, sowie auf die theoretische Deutung bei Besprechung der Reihenkreuzungen noch zurück.

d) Die Konstanz der Weibchen.

In der Literatur wird allgemein angegeben, daß sich die ♀ Pflanzen als morphologisch konstant erwiesen haben, daß die Umwandlung also nur vom ♂ zum ♀ gehe — was sich in einer allmählichen Reduktion der Antheren äußert.

In den obigen Versuchen hat sich verschiedentlich, wenn auch seltener, auch das ♀ als umwandlungsfähig erwiesen — und zwar sowohl nur phänotypisch als in anderen Fällen auch genotypisch.

Beispiele hierfür sind:

- in Fr. 6 × 3: Fr. 281 zuerst ♀, dann ♂; geselbstet, ist genotypisch ♀, s. Kurve VI, Fr. 387 1923—1926 Originalpflanze ♀ (Topf); 1924 einige ♂-Blüten; davon geselbstet und gekreuzt, 1925 vom ♀ Topf Senker gemacht. Diese blühen 1926 und zwar: 4 Pflanzen ♀ wie das Original; 1 Pflanze hat 1 ♂-Sproß; 2 Pflanzen sind ♂;
- Fr. 649 1924 und 1925 ♀; 1927 im Topf 1 ♂-Trieb; 1929 ♂;
- in Fr. 6 II: Fr. 63 1922 und 1923 ♀; 1924 1 ♂-Trieb;
- in Fr. 6 [× 7]: Fr. 578 ♀ mit ♂-Trieben; Klon im allgemeinen ♀;
- in Fr. 6 × 10: Fr. 268 ♀ 1924—1927; 1927 am ♀: große ♂-Blüten; die Pflanze gibt 2 Klone: ♀ kleinblütig + ♂ großblütig.

Die Beispiele könnten mit Leichtigkeit vermehrt werden. Fr. 281 und Fr. 387 sind wie Tab. 3 (S. 27) Krz. 5 u. 6 zeigen, genotypisch ♀ geblieben. Fr. 63 (Tab. 5 [S. 33] Krz. 22) ist genetisch ♂ (nur einseitig geprüft, daher nicht zu entscheiden, ob ♂ geblieben oder geworden).

e) Phänotypische und genotypische Geschlechtsumwandlung.

Die Frage, ob diese Umwandlung phänotypisch oder genotypisch ist, d. h. ob sich die an vorwiegend ♂ Stöcken entwickelten ♀ Blüten genetisch als heterogametische Weibchen oder als homogametische

¹⁾ Bei RUDLOFF noch als „*collina*“ bezeichnet; s. oben S. 6.

²⁾ Nach Definition sind dies alle Zwischenstufen mit zu irgendeinem Zeitpunkt degenerierendem sporogenem Gewebe.

Zwitter verhalten, ist experimentell leicht zu entscheiden, da ein phänotypisches Umwandlungsweibchen bei Bestäubung mit Zwitterpollen lauter Zwitter, ein genotypisches aber ♀♀ + ♂♂ im Verhältnis 1:1 geben müßte. Die Kreuzung wird indessen leicht verpaßt, weil die Beobachtung stets erst an der offenen Blüte, die dann bereits der Fremdbestäubung ausgesetzt war, gemacht wird. Eine kleine Anzahl von Bestäubungen wurde indessen ausgeführt und hat folgendes Resultat gehabt (s. Tab. 15):

Tabelle 15. Geschlechtsumwandlung.

	Mu- tierte Pflanze	aus	Um- wandlung	Prüfung	in S.	Nr. der Krz.	Resultat
1.	281	6 × 3	♀ aus ♀	281 selbst	25,57	6	172 ♀ : 199 ♂
2.	387	"	"	387 selbst		5	70 ♀ : 72 ♂
3.				387 ♀ × 382 ♂		8	74 ♀ : 69 ♂
3 a.	63	6 II	"	63 selbst		22	15 ♀ : 15 ♂
4.	60 b	6 II	♀ aus ♀	60 a selbst	22,17	20	12 ♀ : 12 ♂
4 a.				do., nach d. Mutation	25,71	20	60 ♀ : 60 ♂
5.				60 b A gebeitelt	25,72	25	81 ♀ : 85 ♂
6.				60 b ♀ × 60 a ♂	24,18	29	20 ♀ : 23 ♂
7.				60 b ♀ × 62 ♂	24,17	30	5 ♀ : 12 ♂
8.				60 b ♀ × 62 ♂	24,16	30	3 ♀ : 10 ♂
9.				62 ♀ × 61 ♂	24,19	23	32 ♀ : 32 ♂

VALLEAU hat den gleichen Versuch bei *Fr. virginiana* (1923) ausgeführt. Er bestäubte die ♀ Blüte eines gynomonoezischen Männchens mit Pollen eines rein männlichen Geschwisters und erhielt daraus lauter Männchen. Daraus folgt, daß die morphologisch ♀ Blüte genotypisch unverändert war. Auf Grund dieses Versuches ist VALLEAU auch geneigt anzunehmen, daß die in seinen Zwitterkreuzungen beobachteten Weibchen, 38 ♀♀ neben 1710 ♂♂, genotypische Zwitter sind.

Wie aus Tab. 15 hervorgeht, habe ich in meinen Versuchen neben gleichartigen auch einige abweichende Erfahrungen gemacht; so im Falle der Fr. 60 und 63.

Es fragt sich, wie darf dieses Resultat gedeutet werden. Es muß dazu etwas auf die Technik der Untersuchung und Buchführung eingegangen werden.

Neben Pflanzen mit schwankendem Geschlechtstyp der Einzelblüten wurden mitunter solche beobachtet, bei denen nicht vereinzelter Blüten das abweichende Geschlecht trugen, auch nicht etwa die ersten Blüten im Frühjahr durch Ausfall der Antheren weiblich erscheinen konnten, sondern bei denen in kräftiger Vegetation ein oder mehrere abweichende Infloreszenzen entstanden, so daß man den Eindruck einer Spößmutation gewann (Tafel 5 Fr. 579).

Als Beispiel sei die große Familie F₁ 6 × 3 in S. 22,3 mit 298 Individuen besprochen, die vollständig durch 3 Jahre, in etwa 40 Stammpflanzen durch 6—7 Jahre notiert wurde. Die Notierung wurde ein- oder zweimal während der Blüte und ebenso oft bei der Reife vorgenommen; Zeitpunkt und Häufigkeit wurde oft vom Wetter diktiert; es erübrigt sich zu sagen, daß bei jeder Abweichung, die dem Vorjahre gegenüber gefunden wurde, doppelte Aufmerksamkeit angewendet wurde, um Irrtümer auszuschalten. In dieser F₁ kann man die Pflanzen, die im Laufe der Beobachtungsjahre für das Geschlecht verschiedenartig notiert sind, in folgende Gruppen bringen.

1. ♀ Pflanzen, stets als ♀ notiert, an denen in ein oder mehreren Jahren neben vorwiegend ♀ Blütenständen solche mit ♂ Blüten auftreten.

2. Das gleiche in umgekehrtem Sinne, ♀ Sprosse an ♂ Pflanzen.

3. Neigt eine Pflanze zur Geschlechtsumwandlung, so können mehrere der Achsel-sprosse, ebenso auch die Senker das abweichende Geschlecht tragen. Es kommt deshalb vor, daß ein Stock, der beispielsweise 1926 als ♀ notiert ist, 1927 3 ♂ Triebe neben 7 ♀ Trieben hat, 1928 zur Zeit der Notierung nur zwittrig blüht, während 1929 die ♀ Triebe überwiegen. Diese Aufteilung kann bei Absenkervermehrung einen uneinheitlichen Klon ergeben. Im extremsten Fall — je nach dem Zeitpunkt der Notierung der Blüte kann der Stock dann einheitlich dem Vorjahre gegenüber abweichendes Geschlecht haben.

4. Von Fall 1 zu unterscheiden ist der Fall, wo Pflanzen, die bei frühzeitigem Protokoll ♀ Blüten mit Antherenrudimenten trugen, bei späterem gute Zwitter waren. Es besteht eine starke Abhängigkeit besonders der ersten Blüten von der Witterung, wodurch infolge von Ernährungsstörungen die Staubblätter abortieren. Solche Pflanzen sind bei der Zählung der Geschlechtsumwandlung außer acht gelassen; sie zählen bei den Zwittern. Diese Abhängigkeit von der Jahreszeit ist auch von VALLEAU beobachtet.

Da bei diesen Beobachtungen dem Experimentator Fehler durch versprengte Senker (der gefährlichste Fehler in Erdbeerversuchen) oder andere Irrtümer, unkontrollierbar, vorgeworfen werden können, so wurden Freilandvorkommen dieser Art wohl notiert, aber nicht weiter isoliert. Ich habe aber dreimal in Topfkulturen im Gewächshaus die gleiche Umwandlung beobachtet und weiter verfolgt, so daß der Zweifel an der Richtigkeit der Freilandbeobachtungen damit behoben ist. Diese Beobachtungen betreffen

1. die aus 6II hervorgegangene Familie von 8 Pflanzen, von denen zwei, Fr. 60 und Fr. 63 Geschlechtsumwandlung zeigen,

2. die Sippe Fr. 3 = *virginiana* ♂ fertil.

Fr. 60 war 1922 und 1923 als ♂ notiert; 1924 waren 2 Senker in Töpfen vorhanden, a und b. Die Pflanze a war einheitlich ♂; b trug 2 Achsel-sprosse mit ♀ Blüten. Eine ♀ Blüte von b wurde mit Pollen der zwittrigen Pflanze a belegt, und zum Vergleich beide Teile mit Pollen von einem ♂ Geschwister Fr. 62. Das Resultat s. in Tab. 15 Nr. 4—8.

Der Senker a hat also 1925 wie die Originalpflanze 1922 lauter ♂♂ gegeben. Der Senker b aber erweist sich als genetisch heterogametisch, indem er mit dem Zwitterpollen des Kloneschwisters, — wie mit dem des Sämlingsgeschwisters — Weibchen und Männchen

erzeugt. Ebenso hat der ♀ Sproß einmal, gebeutelt, angesetzt und (wie die 4 anderen gleichartigen Fälle s. Tab. 16III) entsprechend der Annahme 81 ♀♀ : 85 ♂♂ gegeben. Endlich erweist sich auch der noch phänotypisch zwittrige Teil in dem einen geprüften Fall (Nr. 8) als genotypisch weiblich, d. h. heterogametisch: es entstehen 3 ♀♀ + 10 ♂♂. Die niedrige Zahl der ♀♀ in den beiden Bestäubungen mit Fr. 62 ist sehr auffallend. In 24,16 haben 2 der Weibchen den für ♀♀ charakteristischen Vollansatz, während die ♂♂ in die Gruppe IV (—) fallen; sie verhalten sich also auch physiologisch wie echte Weibchen. Die ♂ Blüten am ♀ Teil der Fr. 60 b verhalten sich also wie die von Fr. 281 und 387 (Nr. 1 u. 2), m. a. W. der ganze Senker b war abweichend von a genotypisch weiblich, obwohl er an einzelnen Blüten Antheren entwickelte.

Es geht also auch die Umwandlung in der Richtung ♀ → ♂ sowohl phänotypisch wie genotypisch vor sich; auch im ♀ Geschlecht kann die Valenz der Realisatoren abgeschwächt werden, wenngleich sie viel stabiler ist als beim Männchen.

Fr. 3 *virginiana* hatte aus Selbstung eine ziemlich einheitliche, durchweg ♂ und vollfertile Nachkommenschaft gegeben. Hieraus war Fr. 57 seit 1922 als ♂ bekannt. Diese Pflanze trug als Topf 1926 einen Achselsproß, ähnlich wie Tafel 5 unten Fr. 579 mit rein ♀ Blüten, der vor allem auffiel, weil die Blüten die für die ♀♀ der Kreuzung 6×3 charakteristische kleine Krone hatten. Die ♀ und ♂ Teile der Pflanzen sind durch Teilung des Wurzelstockes isoliert und haben 2 seither konstante Klone gegeben. Tafel 5 zeigt einjährige Absenker beider Klone, darüber die Blüten, obere Reihe ♂, untere Reihe ♀. Mit diesen sind 1929 mit Erfolg Kreuzungen vorgenommen und der Same ausgesät; das Resultat ist abzuwarten.

Die Formulierung der Realisatoren durch CORRENS als α und γ bringt zum Ausdruck, daß für ihr Allelenverhältnis im Grunde kein sicherer Beweis vorliegt. Der hier beobachtete Übergang vom Zustand des homogametischen Zwitters in den des heterogametischen Weibchens dürfte indessen diese Auffassung rechtfertigen. Es scheint mir die Vorstellung damit zwingend, daß die Geschlechtsfaktoren im engeren Sinne, die Realisatoren, aus dem homozygoten in den heterozygoten Zustand überführt worden sind. Es ist bisher trotz der gewiß äußerst sorgfältigen und geübten Hand KIHARAS bei *Fragaria* kein Heterochromosom gefunden, so daß von einer cytologischen Deutung dieses Falles einstweilen noch abzusehen ist.

Diese Geschlechtsumwandlung die sowohl die einzelne Blüte als den ganzen Sproß betreffen kann, müssen wir — laut Definition —

als Mutation (spezieller Faktormutation) bezeichnen. Und zwar trat sie auf in Form der Sproßmutation; nach den Beobachtungen in den Freilandkulturen sind Sproßmutationen dieser Art nicht so sehr selten. Beispiele für ein „Umschlagen aus dem einen Geschlecht in das andere, ohne daß irgendwelche Ursachen hätten nachgewiesen werden können, bringt CORRENS (1928, S. 45): so bei der Trauerweide, (*Salix babylonica* — Übergangsexemplar von A. BRAUN beschrieben) und *Pisonia ambigua* nach LILIO.

Es scheint aber, daß daneben auch eine Mutation bei der Keimzellbildung vorkommt; sonst wäre eine Erklärung für das Auftreten der 2 ♀♀ neben 11 ♂♂ aus der Selbstung des ♂ Zwerges Fr. 185 schwer zu verstehen (vgl. Tab. 6, S. 35). Fr. 185 stammt aus Selbstung von Fr. 59, also aus derselben Sippe wie Fr. 60, die augenscheinlich bezüglich des Geschlechts sowohl genotypisch wie phänotypisch sehr labil ist.

An dieser Stelle ist auch der Zwitter Fr. 378 (vollfertil) aus 6×3 (Tab. 3 [S. 27] Krz. 3) zu erwähnen, der in $6 \text{ ♀} : 6 \text{ ♂}$ aufspaltete; liegt hier Mutation (aus dem homo- in den heterozygotischen Zustand) vor, so ist anzunehmen, daß sie vor der Keimzellbildung stattfand, also auch zu den Sproßmutationen (somat. Mutation) zu zählen ist — weil es unwahrscheinlich ist, daß so viele und gerade die Hälfte der Gameten mutiert haben sollte.

Auch hierfür dürften sich weitere Beispiele anführen lassen. ANTHONY (1915) fand bei Kreuzung von fertilen *Fragaria*-Zwittern in 2 Fällen vereinzelte weibliche Nachkommen: Es sind dies:

$$\begin{array}{lcl} \text{Prolife} \times \text{St. Joseph} & = & 102 \text{ ♂♂} + 1 \text{ ♀} \\ \text{„} \times \text{Governor Fort} & = & 158 \text{ „} + 3 \text{ ♀♀} \end{array}$$

im übrigen aus $\text{♂} \times \text{♀}$ im ganzen 1199 ♂♂.

Auch unter den 38 Sämlingsweibchen neben 1710 ♂♂ bei VALLEAU dürften vielleicht solche Mutanten enthalten sein.

Es soll diesem Erscheinungskomplex künftighin soviel wie möglich nachgegangen werden; die mitgeteilten Beobachtungen und wenigen bisher durchgeführten Versuche haben durch ihre Resultate aber schon für die Bestäbungen des Jahres 1929 die Richtlinien geben können.

Man wird also neben der sicher häufigsten phänotypischen Geschlechtsumwandlung bei *Fragaria*, die eine labile Valenz der Realisatoren, und zwar in beiden Geschlechtern verrät, auch mit einer festen genotypischen — geschlechtsfaktoriellen — Umwandlung rechnen müssen.

II. Reihenkreuzungen.

a) Die Bastardtypen. (Hierzu Tab. 16.)

Bekanntlich haben letzter Zeit EAST (1928) und MANGELSDORF (1927) für die metroklinen und patroklinen Bastarde MILLARDET's auf Grund ihrer Resultate die Erklärung in der Weise gefunden, daß sie die metroklinen auf Kastrationsfehler oder Verschleppung von Pollen durch kriechende Insekten oder Wind, die patroklinen dagegen auf Dominanz des hochchromosomigen Elters zurückführen. Diese kann absolut oder nur sehr stark ausgeprägt sein, so daß auch mehr oder weniger intermediäre Bastarde entstehen. In der Kombination $n = 28 \times n = 21$ dominiert jedoch der hexaploide Typ (*elatior*). Die „metroklinen“ Bastarde wären demnach muttergleich, die patroklinen \pm vaterähnlich. Der stets wiederkehrenden Tatsache, daß trotz aller Vorsichtsmaßregeln rein mütterliche Individuen immer wieder aufgetreten sind, tragen sie insofern Rechnung, als sie die Möglichkeit parthenogenetischer Entwicklung offen lassen.

Für die Kreuzung diploid \times oktoploid haben sie ein Material von 6 Kreuzungen gehabt, das ihnen 26 intermediäre, vaterähnliche sterile Bastarde gegeben hat, 2 Individuen identisch mit der Mutter, 2 ähnlich der Mutter aber von abweichendem Geschlecht und 21 Zwerge. Die reziproke Verbindung oktoploid \times diploid ist ihnen nicht gelungen.

Aus oktoploid \times hexaploid erhielten sie 10 muttergleiche und 90 patrokline Nachkommen; aus diploid \times hexaploid 4 frühsterbende Keimlinge.

Meine Kreuzungsergebnisse, soweit sie nicht ganz negativ verlaufen sind — denn es sind eine sehr große Anzahl von Bestäubungen in allen Kombinationen gemacht worden ohne anzusetzen — sind in Tab. 16 zusammengestellt. Die Kreuzungen sind nach dem Resultat in 2 Hauptgruppen geteilt. Die Gruppe A gibt lauter echte \pm intermediäre Bastarde, daneben eine Anzahl metroklinen. Die Gruppe B lauter metrokline Nachkommen. Innerhalb der Gruppen ist nach dem Bestäubungstyp eingeteilt.

Überblickt man die Tab. 16 so fällt zunächst auf, daß, ganz allgemein, das Keimprozent hoch ist, wenn die Mutter oktoploid ist (70—90 Proz.), niedrig, z. T. sehr niedrig (3,3—22 Proz.), wenn die Mutter diploid ist. Dabei ist zu bedenken, daß die gelungenen Kreuzungen wie gesagt nur einen sehr kleinen Bruchteil der ausgeführten ausmachen. Es folgt daraus, daß die interspezifische Kreuzung nur schwer gelingt und offenbar der hochchromosomige Kernanteil auf dem Boden der diploiden Mutterpflanze nur mangel-

hafte Ernährungsbedingungen findet. Das gleiche zeigen MANGELSDORF-EAST'S Zahlen, die auf der Diploidmutter noch niedrigere Keimprozentage erzielten, sowohl mit tetraploidem als mit triploidem Pollen.

Gruppe A I. $n = 28 \times n = 7$.

Gruppe A umfaßt diejenigen Kreuzungen, die echte Bastarde ergaben, neben denen in manchen Fällen muttergleiche Geschwister entstanden. Die Erklärung der letzteren muß selbstverständlich die gleiche sein, wie die der Gruppe B, kann also an dieser Stelle übergangen werden. Wir haben es hier vielmehr mit den echten Reihenbastarden zu tun und zwar in beiden reziproken Verbindungen. Die 1., oktoploid \times diploid ist den amerikanischen Forschern, auch LONGLEY, nicht gelungen, wohl aber SOLMS-LAUBACH. MILLARDET erhielt aus Kulturform \times *vesca* vier metrokline fertile Bastarde, also wohl meiner Gruppe B II entsprechend; SOLMS-LAUBACH aus *virginiana* \times *collina* sieben intermediäre, der Mutter ähnliche sterile Bastarde. Aus meinen Versuchen erhielt ich durch Kreuzung

Fr. 6 \times Fr. 18 136 Samen, die 102 Pflanzen gaben und aus

Fr. 6 \times Fr. 2 13 " " 11 " "

(75 bzw. 85 Proz.). Beide Kreuzungen sind steril. Aber F_1 ist außerordentlich variabel. Die sehr starke Habitußspaltung in 6×18 veranlaßte zu einer genauen Analyse dieser Kreuzung, zumal eine verhältnismäßig große Familie zur Verfügung stand.

In Fr. 6 \times Fr. 2 mit seinen nur 11 Individuen sind gleichwohl dieselben Erscheinungen zu beobachten, so daß sie füglich in die Besprechung mit einbeschlossen werden kann (siehe im übrigen im speziellen Teil).

Wie im speziellen Teil gezeigt, bilden die F_1 -Pflanzen eine kontinuierliche Reihe von Pflanzen, die vom mütterlichen oktoploiden Habitus und Wüchsigkeit bis zum väterlichen, diploiden hinführt, beide ziemlich, aber nicht völlig rein herausspaltend.

Den stärksten Ausdruck findet der Reihentypus einmal in der Kräftigkeit der Pflanze, vor allem aber in der Form und Struktur des Blattes, Stengels und der Blüte. Es lassen sich aus dieser kontinuierlichen Reihe mit Leichtigkeit eine ganze Anzahl von Individuen herausholen, die man ohne Zögern in die eine oder andere Gruppe reihen würde. Es sind die zu Gruppe I bzw. IV (s. Tab. 10, S. 47) gehörenden Pflanzen

I = 523 a 529 a

IV = 546 540¹⁾

¹⁾ Fr. 540 s. Tafel 2 links Mitte.

Tabelle 16. Die

M = Marienfelde, M II = aus Spotanansatz von Marienfelde, M × aus Kreuzung mit *phylla*, Dalt = *Daltoniana*, Cult = Kulturform, (♂) =

Nr.	Eltern	Typ der Eltern	Ge- schlecht	Anzahl Samen	Gekeimt	Gekeimt Proz.	Erwachsene Pflanzen	Geschlecht
AI 22,4 20,3	6 × 18 6 × 2	Mar × <i>Hag</i> Mar × <i>vesca</i>	♂ × (♂) ♂ × (♂)	136 13	75 85	102 11	♂ × (♂) ♂ × (♂)	
II 25,38 25,42 25,36 25,43 25,41	259 × 13 129 × 13 119 × 62 125 × 63 108 × 64	<i>v</i> × (M ×) <i>mon</i> × (M ×) <i>v</i> × M II <i>Dalt</i> × M II <i>v</i> × M II	♂ × (♂) ♂ × (♂) ♂ × (♂) ♂ × (♂) ♂ × (♂)	54 188 142 262 161	12 5,3 7 8,4 13,7	22,1 9 10 22 22	♂ × (♂) ♂ × (♂) ♂ × (♂) ♂ × (♂) ♂ × (♂)	fraglich
B Ia 25,48 25,51 25,52 24,23	120 × 10 107 × 10 129 × 10 7 × 10	<i>v</i> × <i>chil</i> <i>v</i> × <i>chil</i> <i>mon</i> × <i>chil</i> <i>v</i> × <i>chil</i>	♂ × (♂) ♂ × (♂) ♂ × (♂) ♂ × (♂)	17 22 14 14	3 1 9 2	17,7 4,5 63 14,3	3 1 9 2	♂ × (♂) ♂ × (♂) ♂ × (♂) ♂ × (♂)
b 25,39 25,37	123 × 13 121 × 61	<i>v</i> × extr <i>v</i> × extr	♂ × (♂) ♂ × (♂)	254 183	13,8 3,3	35 6	♂ × (♂) ♂ × (♂)	
IIa 19,14 25,40	6 × 7 6 × 4	M × <i>v</i> M × <i>v</i>	♂ × (♂) ♂ × (♂)	18 14	9 9	50 64	5 9	♂ × (♂) ♂ × (♂)
b 25,67 25,68 25,35	12 × 119 12 × 121 65 a × 119	(M ×) × <i>v</i> (M ×) × <i>v</i> (M II) × <i>v</i>	♂ × (♂) ♂ × (♂) ♂ × (♂)	9 5 167	9 5 84	100 100 140	5 9 71	♂ × (♂) ♂ × (♂) ♂ × (♂)
III 19,6 25,64 25,72 25,74	6 s. 12 s. 60 b A s. 65 a s.	M (M ×) (M II) (M II)	♂ × (♂) ♂ × (♂) ♂ × (♂) ♂ × (♂)	17 100 242 95	47 76 74 84	8 76 179 80	3 40 81 36	♂ × (♂) ♂ × (♂) ♂ × (♂) ♂ × (♂)
Beispiel								Millardet
3 1 4	4 × 11 4 × 8 2 × 12	<i>v</i> × Cult <i>v</i> × <i>chi</i> <i>v</i> × Cult					1 4 24	
18 20	1 × 10 1 × 15	<i>v</i> × <i>vir</i> <i>v</i> × Cult					1 6	
17	13 × 1	Cult × <i>v</i>					4	
2 8 9 11	6 × 11 6 × 13 6 × 9 6 × 13	<i>el</i> ♂ × Cult <i>el</i> ♂ × Cult <i>el</i> ♂ × <i>chi</i> <i>el</i> ♂ × Cult					15 8 8 3	
12 13	5 × 12 5 × 10	<i>el</i> ♀ × Cult ♂ <i>el</i> ♀ × <i>vir</i> ♂	♀ × ♂ ♀ × ♂				9 9	
16 7	(11-3) × 5	<i>chi</i> × <i>el</i> ♂ <i>el</i> ♂ × <i>v</i>	♂ × ♂ ♂ × ♂				2	

Bastardtypen.

Marienfelde, extr = extrahiert aus einer Kreuzung, *v* = *vesca*, *el* = *elatior*, *mon* = monomorphologischer Zwitter ± steril, Rdl. = nach RUDLOFF I. c.

Identisch mit der Mutter	Typ	Fertil	Echte Bastarde	~ di- ploid Anzahl ± fertil	Inter- mediär Anzahl ± fertil	~ okto- ploid Anzahl ± fertil	Chromo- somen- kombi- nation	2n im Bastard	Bestäubung	
			102	+	+	+	28 × 7	35	Q be-	
			11	+	+	+	"	35	stäubt	
6	<i>vesca</i>	+	9	3	2	4	7 × 28	35	Q kastriert	
3	<i>vesca</i>	+	4		4		"	35		
6	<i>Dalt</i>	+	6		2	4	"	[35]	Q kastriert	
			7		7		"	35	Q kastriert	
			14	14			"	35	Q kastriert	
3	<i>vesca</i>	+	—				7 × 28	14 Rdl.	Q kastriert	
1	<i>vesca</i>	+	—				"	14	Q kastriert	
2	<i>mon</i>	+	—				"		Q kastriert	
2	<i>vesca</i>	+	—				"		Q kastriert	
35	<i>vesca</i>	+	—				7 × 28		Q kastriert	
6	<i>vesca</i>	+	—				"		Q kastriert	
5	mutterähnlich, aber im Geschlecht aufspaltend	+	—				28 × 7	56	Q bestäubt	F ₂ 56
9		+	—				"	bzw. 28 II		
9		+	—				28 × 7	56	Q bestäubt	
5		+	—				"		Q bestäubt	
140		+	—				"	56	Q bestäubt	
8		+	—				28	[56]	Q ge-	F ₂ 56; gam.
74		+	—				28		beutelt	= 28
166		+	—				28			
78		+	—				28			
1	<i>vesca</i>	+	1			1	7 × 28		Q ka-	
23	<i>vesca</i>	+	3			3			striert	
1	<i>vesca</i>	+	1			1			Q ka-	
6	<i>vesca</i>	+							striert	
4	Cult	+					28 × 7			
14	<i>el</i>	+	1			1	21 × 28		Q ka-	
8	<i>el</i>	+							striert	
8	<i>el</i>	+							Q ka-	
3	<i>el</i>	+							striert	
9	<i>el</i>	+					21 (× 28)		Q be-	
9	<i>el</i>	+							stäubt	
2	<i>chi</i>	+					28 × 21		Q ka-	
3	<i>el</i>	+					21 × 7		kast.	

(Fortsetzung)

Eltern	Typ der Eltern	Ge- schlecht	Anzahl Samen	Gekernt	Gekernt Proz.	Erwachsene Pflanzen	Geschlecht	
							Normal	Zwerge
Mangelsdorf-East								
<i>vesca</i> × <i>chiloensis</i>	<i>v</i> × <i>chi</i>	♂ × ♀	1200	6	0,5	4	2	4
<i>amer. alba</i> × <i>glauca</i>	<i>v</i> × <i>virg</i>	"	66	1	1,5		1	
<i>vesca</i> × <i>glauca</i>	"	"	250	5	2	5	5	3
<i>vesca rosea</i> × <i>glauca</i>	"	"	76	7	9,2	7	2	5
<i>vesca</i> × <i>virginiana</i>	<i>v</i> × <i>virg</i>	♂ × ♀	500	22	4,4	<22	22	11
<i>bracteata</i> × <i>virginiana</i>	"	"	24	12	50	12	12	
<i>virginiana</i> × <i>elatior</i>	<i>vir</i> × <i>el</i>	♀ × ♂	100	90	90	90	90	
<i>vesca</i> × <i>elatior</i>	<i>v</i> × <i>el</i>	♂ × ♀	600	4	0,6	—	—	
Solms-Laubach								
<i>virginiana</i> × <i>elatior</i>		♂ × ♀				37		
<i>virginiana</i> × <i>viridis</i>		♂ × ♀				7		
Richardson								
<i>virginiana</i> × <i>vesca</i>		♂ × ♀				>200		
<i>chinensis</i> × <i>Daltoniana</i>		♂ × ♀				22		
<i>vesca</i> × <i>chinensis</i>		♂ × ?						
<i>vesca</i> × <i>virginiana</i>		♂ × ?						
<i>chinensis</i> × <i>elatior</i>		♂ × ♂				25		

Dazwischen stehen dann alle die intermediären Formen, die eine solche Einordnung nicht ohne weiteres gestatten. Es schien wahrscheinlich, daß die „patroklinen“ Pflanzen cytologisch diploid, die metroklinen oktaploid, die intermediären aber echte pentaploide Kombinationen sein könnten — das ist aber nicht der Fall: alle sind, wie die Wurzelspitzenuntersuchungen ergaben, echte pentaploide F_1 -Bastarde, obgleich sie im Habitus und Aussehen (aber nicht in der Fertilität) den in Gruppe BI und II beschriebenen oktaploiden und diploiden „Pseudobastarden“ gleichen (Fig. 25). Es ist dies von besonderer Wichtigkeit, weil MANGELSDORF-EAST die Patroklinie der F_1 -Bastarde in ihren eigenen Versuchen, sowie in denen ihrer Vorgänger durch die Dominanz des 28-chromosomigen Elters erklären.

Auch MANGELSDORF-EAST fiel die starke Variabilität der F_1 (aus $n=7 \times n=28$) auf, welche gegenüber der der Eltern stark gesteigert erscheint. Sie ziehen zwei Möglichkeiten der Erklärung

Tabelle 16.)

Identisch mit der Mutter	Typ	Fertil	Echte Bastarde	~ di- ploid Anzahl ± fertil	Inter- mediär Anzahl ± fertil	~ okto- ploid Anzahl ± fertil	Chromo- somen- kombi- nation	2n im Bastard	Bestäubung
1	<i>vesca</i>	?	2 1	— —	1 nbl.	2 nbl. 1 2 < 1 nbl. 1	7 × 28		
1 2	<i>vesca</i> <i>bracteata</i> aber ♀	?	10 10	— —		10 10			
10	< ♂ ♀ <i>virg</i>	+	80 —	~ hexapl. 80 ÷			28 × 21 7 × 21		
			63 7	~ hexapl. 63 ÷	7 ÷		28 × 21 28 × 7		
+	< ♂ ♀ <i>virg</i>	+	ca. 200 22	♂ ♂ nicht beschrieben, steril z.T.inter- mediär ~ hexapl. alle steril 1 ♀ + 8 ♂ od. ♀		vaterähn- lich steril	28 × 7 " 7 × 28 28 × 21		

in Betracht: Die erste, daß sie durch Eliminierung einzelner Chromosomen zustande kommt; die zweite — hier wahrscheinlichere —, daß die geringen Unterschiede zwischen den leicht heterozygoten Elternstämmen in der F₁-Zygote „enorm vergrößert“ werden. Daß die erste Hypothese nicht zutrifft, zeigen die Chromosomenzählungen, die wir für alle F₁-Pflanzen, die 1929 noch am Leben oder als Fixat vorhanden waren, durchgeführt haben: die Wurzelspitzenzellen haben durchweg 35 Chromosomen. Die zweite Hypothese besteht sicher zu recht. Und die sehr starke Heterozygotie der oktoploiden Mutter, die aus anderen Kreuzungen bekannt ist — über die Konstanz der Fr. 18 habe ich leider keine Erfahrung — macht sich über das von den amerikanischen Forschern beobachtete Maß hin derart geltend, daß in vielen Individuen die Dominanz des hochchromosomigen Elters ganz verloren geht — man glaubt einen europäischen diploiden Waldbeertypus vor sich zu haben.

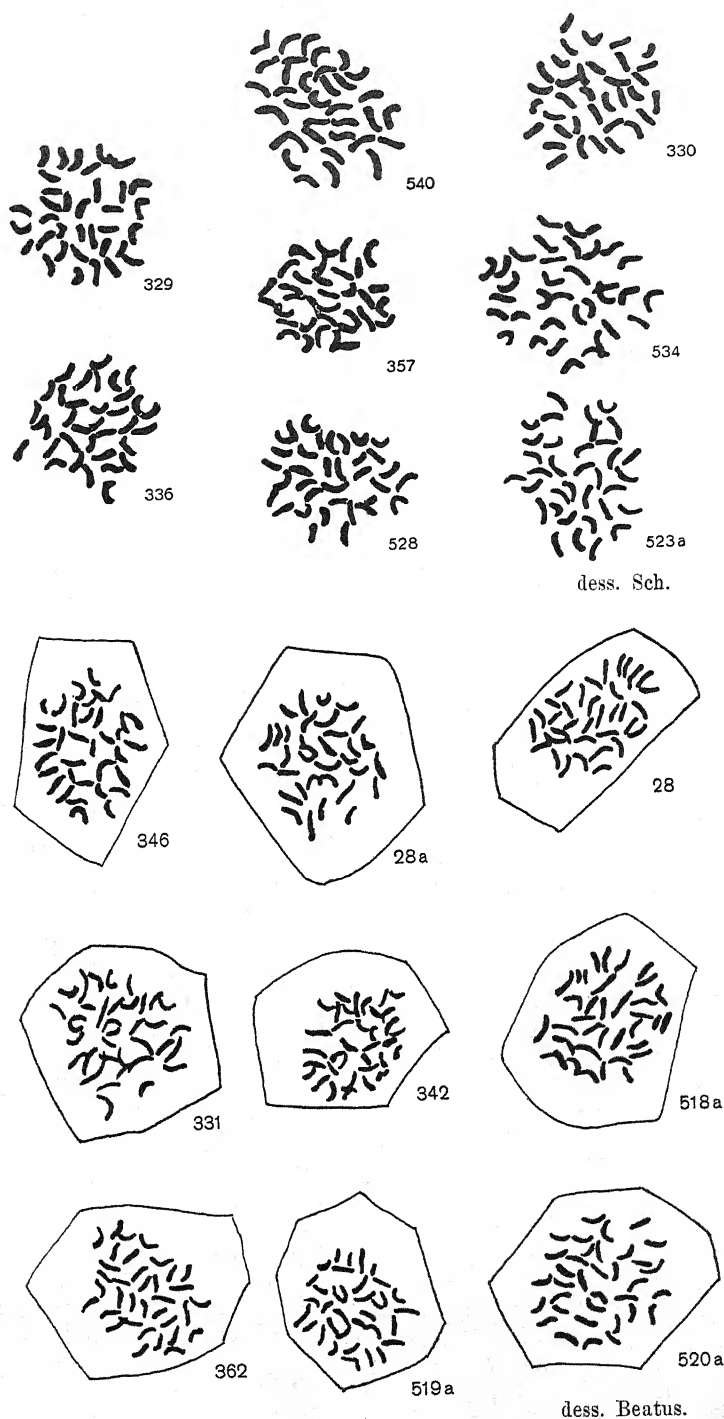


Fig. 25. Wurzelspitzen der pentaploiden Bastarde aus 6×18 , mit verschiedenem Reihenhabitus: überall ist $2n=35$.

Damit soll natürlich die Verwertung der Dominanzverhältnisse für die MILLARDET'schen patroklinen Bastarde nicht abgelehnt werden. Nur hat eine breitere Versuchsbasis gezeigt, daß sie sich nicht verallgemeinern läßt. Berücksichtigt man das Blatt allein, das für den Reihentypus sehr wesentlich ist, so trägt allerdings der größere Teil, nämlich 41 Pflanzen den Oktoploidtyp, 13 aber, mithin fast $\frac{1}{3}$, den Diploidtyp und davon sind 2 der Fr. 18 äußerst ähnlich. Dieses hohe Maß an Variabilität in der F_1 bleibt trotzdem höchst auffallend.

Über die Variabilität vom oktoploiden zum diploiden Typus legt sich eine zweite, den Wuchs betreffend, vom Normalwuchs der Eltern (in beiden Reihen) nach beiden Richtungen transgredierend (vgl. dazu Tafel 2 u. Tafel 3, 1. Bild). Individuen wie Fr. 519 a und 529 a¹⁾ zeigen Heterosisdimensionen²⁾ gegenüber normalwüchsigen wie Fr. 535 (Oktoploidtyp) und Fr. 548 (Diploidtyp). Daneben stehen Halbzwerge mit kleinen \pm dichten Rosetten (groß- und kleinblättrige), wie Fr. 518 a und 520 a und endlich Zwerge wie Fr. 544 und 352³⁾; die Photographien sind 1929 aufgenommen — es sind die Original- F_1 -Pflanzen (nicht Absenkervermehrung) aus der Saat 1922, 4.

Wie im speziellen Teil berichtet, waren bereits im Pikierkasten die Wuchsunterschiede sehr deutlich, so daß im 1. Jahr (1923) Normalpflanzen, Halbzwerge, Zwerge und Z-Zwerge unterschieden wurden. An 2 der letzteren, die am Leben blieben (auch heute noch Zwerge, Fr. 352 und 353), konnte gezeigt werden, daß auch die Z-Zwerge echte pentaploide Bastarde sind. Die übrigen 8 Zwerge sind über das Stadium, das sie im Pikierkasten hatten, kaum hinausgekommen und schließlich gestorben. Es liegt aber kein Grund vor anzunehmen, daß sie sich cytologisch abweichend verhalten sollten — etwa, wie MANGELSDORF-EAST zuerst vermuteten, haploid wären. Nach EAST haben übrigens auch 2 seiner von YARNELL untersuchten Zwerge „nicht Haploidie gezeigt“. Die Tatsache, daß wie oben ausgeführt, solche Zwerge nicht nur in Reihenkreuzungen, sondern auch intra-serial vorkommen, wenn Faktoren für ♀ Sterilität im Spiele sind, läßt auch hier die Zwergbildung als eine Form von Sterilität ansehen; nur hat sie hier eine andere Ursache. In den intraserialen Kreuzungen können wir — nach dem heutigen Stand unserer Kenntnisse mit bestimmten Sterilitätsfaktoren rechnen. In den interserialen Kreuzungen:

¹⁾ Alle außer 529 a auf Tafel 2.

²⁾ Nach der Beschreibung bei RICHARDSON 1923, S. 148, zeigen seine beiden Kreuzungen: *vesca* \times *chinensis* und *clatior* \times *chinensis* in F_1 Heterosis.

³⁾ Fr. 352 auf Tafel 3.

zungen bewirkt die Inkompatibilität der 2 Arten die Sterilität; was die eigentliche Ursache derselben in Artkreuzungen ist, ist uns allerdings zumeist noch unverständlich. Wie dort ist auch hier die schlechte Keimfähigkeit der Samen der erste Schritt, letale Zwergbildung der zweite. (Vgl. die Diskussion unter ♀ Sterilität S. 70.) Daraus, daß 2 dieser letalen (Z-)Zwerg überleben und somit den Übergang zu den Zwergen vermitteln, könnte man schließen, daß auch die als „Zwerg“ und Halbzwerg bezeichneten Formen unter den erwachsenen Pflanzen Hemmungstypen sind. Ich möchte dies indessen dahingestellt sein lassen. Diese Pflanzen haben 7 Jahre, oft unter ungünstigen Witterungsverhältnissen durchgehalten; es ist ebenso wohl möglich, sie als faktoriell bedingte Wuchskombinanten zu verstehen. Wahrscheinlich wirken in dieser Kreuzung beide Ursachen nebeneinander.

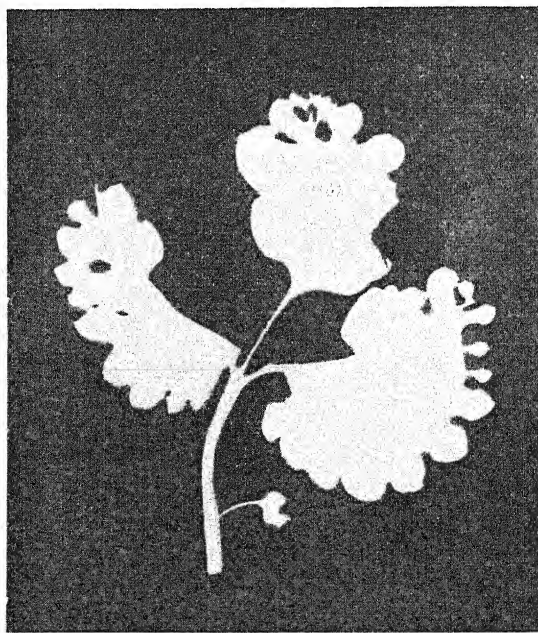


Fig. 26. Blatttypus von Fr. 289 aus 6×3 ; hat seit 1922 noch nicht geblüht. Naturdruck.

Dagegen ist an dieser Stelle ein weiterer Hemmungseffekt zu vermerken: nämlich das Ausbleiben der Blütenbildungsüberhaupt. Von den heute vorhandenen Individuen der F_1 6×18 (Aussaats 1922) haben 3, nämlich 330, 337 und 353 (Z-Zwerg) überhaupt noch nicht geblüht. Eine größere Anzahl ist im Laufe der Jahre bereits eingegangen, ohne geblüht zu haben. Auch Unterdrückung der Ausläuferbildung kommt gelegentlich vor.

Bei der Pflanze 544 (Tafel 2 unten rechts) waren in der gleichen Zeit die Internodien stets so kurz, daß die vegetative Vermehrung sich nur in der Vergrößerung der geschlossenen Blattrosette äußerte und eigentliche Ausläufer überhaupt nicht gebildet wurden.

Ich habe allerdings auch einmal das Ausbleiben der Blüte in der Kreuzung Fr. Marienfelde \times *virginiana* (6×3), also intraserial, gefunden. Die vegetativ sehr kräftige Pflanze aus dem gleichen Aussaatjahr 1922, die sogar seit 1924 klonmäßig vermehrt wurde, hat bisher noch nicht geblüht. Die Pflanze ist übrigens durch ein abnorm verbildetes Blatt ausgezeichnet, das in großen Teilen bis auf die Blattrippen reduziert ist. Die frühen Blätter und die Absenker zeigen die Erscheinung besonders deutlich (Fig. 26).

Über interserielle Bastarde, die nicht zur Blüten- (und auch nicht zur Ausläufer-)bildung gekommen sind, berichten auch MANGELSDORF-EAST. Die Beobachtung erstreckt sich dort aber erst über 2 Jahre, kann daher noch nicht als endgültig angesehen werden.

Gruppe A II. $n = 7 \times n = 28$

umfaßt die reziproken Verbindungen.

Als Mutter dienten vollfertile zwittrige *vesca*-Sippen, *monophylla* und *Daltoniana* (= Fr. 8, die auch in die *vesca*-Gruppe gehört, eine im Sortiment verhältnismäßig schwachwüchsige Form). Es mußte also kastriert werden (vgl. Gruppe B I a). Die Polleneltern sind Fr. 13 \times mit Primärbeerenansatz, vollsamig, Pollen zu 100 Proz. gut; und die Zwitter 62, 63, 64 aus 6 II (s. S. 32).

Im Gegensatz zu Gruppe A I und in Analogie zu Gruppe B I a sind die Keimungszahlen (diploide Mutter) sehr gering (5,3—22,1 Proz.¹⁾; 817 Samen aus 5 Kreuzungen gaben 73 Keimlinge, woraus 56 Pflanzen erwachsen. Von diesen sind 15 (in 3 Kreuzungen) identisch mit der Mutter.

An sicheren Bastarden, deren Chromosomenzahl auf $2n = 35$ festgestellt wurde, sind also 41 (ausgewachsene Pflanzen) vorhanden, die sich auf 5 Familien verteilen. Fig. 27 Fr. 782, 825, 726, 728, 779.

Die Familien sind bezüglich der Verteilung vaterähnlicher, mutterähnlicher und gut intermediärer Formen sehr verschieden. Die Zahlen sind aber so klein, daß auch diese Formen alle ebenso wie Fr. 6×2 in die Variationsbreite der Familie Fr. 6×18 fallen. Mit wenigen Ausnahmen sind diese Pflanzen, die neben der Originalpflanze zum großen Teil bereits 2—3 Jahre in Klonen standen, zarter, ja teilweise kümmerlich entwickelt; sie würden in der Tabelle von 6×18 in die Rubriken Zwerg oder Halbzweig fallen.

Dies dürfte dieselbe Ursache haben wie die schlechtere Keimfähigkeit der Gruppe, nämlich von der schlechteren Entwicklung

¹⁾ Gegen 0,5—9,1 Proz. (einmal 50 Proz.) bei MANGELSDORF-EAST.

des Bastardkernes auf der diploiden Mutter im Vergleich zu der oktoploiden Mutter herrühren — also letzten Endes eine Ernährungsfrage sein.

S. 25,41, die größte der Familien, kann als einheitlich mutterähnlich bezeichnet werden, obgleich ja die Mutter diploid ist. Die nächstgroße S. 25,38 zeigt mit 9 Individuen fast die volle Variationsbreite der Familie 6×18 — mit der durch die reziproke Verbindung bedingten geringeren Wüchsigkeit. 2 Kreuzungen haben nur deutlich intermediäre Pflanzen, die letzte neben intermediären überwiegend patrokline.

Vergleicht man mit diesen die Kreuzungen von MANGELSDORF-EAST, so fällt dort das Überwiegen der „oktoploiden“ Formen — neben 25 „patroklinen“ ist nur eine deutlich intermediäre gefunden — auf. Wo nur 1 oder 2 Pflanzen zur Entwicklung gekommen sind, ist das nicht verwunderlich. Die „oktoploid“-Typen sind eben lebensfähiger; damit sind zugleich auch MILLARDETS 5 echte patrokline Bastarde (aus dieser Gruppe 7×28) erklärt. Sind es aber nicht einzelne sondern 10, so wird man darin — ebenso wie in den 14 metroklinen meiner Familie 25,41 — den Ausdruck einer bestimmten genetischen Gametenkombination sehen müssen, wie wir ihn für die Variationsbreite der Kreuzung 6×18 verantwortlich machten. Gerade darum ist diese kleine Familie von so großem Interesse. Wäre sie allein, oder zuerst gefunden, so hätte man die Dominanz des hochchromosomigen Elters nicht als eine gesetzmäßige Erscheinung ansehen können.

Die Bastarde sind fast völlig steril, wie Fr. 6×18 und 6×2 , haben aber besonders 1929 etwas mehr spontan angesetzt, vor allem in den Familien mit den vollfertilen Zwittern Fr. 64 und 63 als Polleneltern. Ob dies ein Zufall ist oder bedeutungsvoll möchte ich bei der geringen Anzahl nicht entscheiden (s. Tab. 17 S. 103).

Unter Berücksichtigung der kleinen Individuenzahl kann man also beim Vergleich der Gruppen I und II sagen, daß die reziproken Verbindungen zwischen diploiden und oktoploiden *Fragaria*-Arten prinzipiell gleich ausfallen, daß sie aber bezüglich ihrer Lebenskraft im Vorteil sind, wenn die Mutter oktoploid ist.

Gruppe B.

Wir kommen nunmehr zu der Gruppe B meiner Kreuzungen — dem Schmerzenskind der *Fragaria*-Experimentatoren — den rein mütterlichen Individuen, für welche 3 Erklärungsmöglichkeiten bestehen und von jeher diskutiert sind: Kastrationsfehler, Verun-

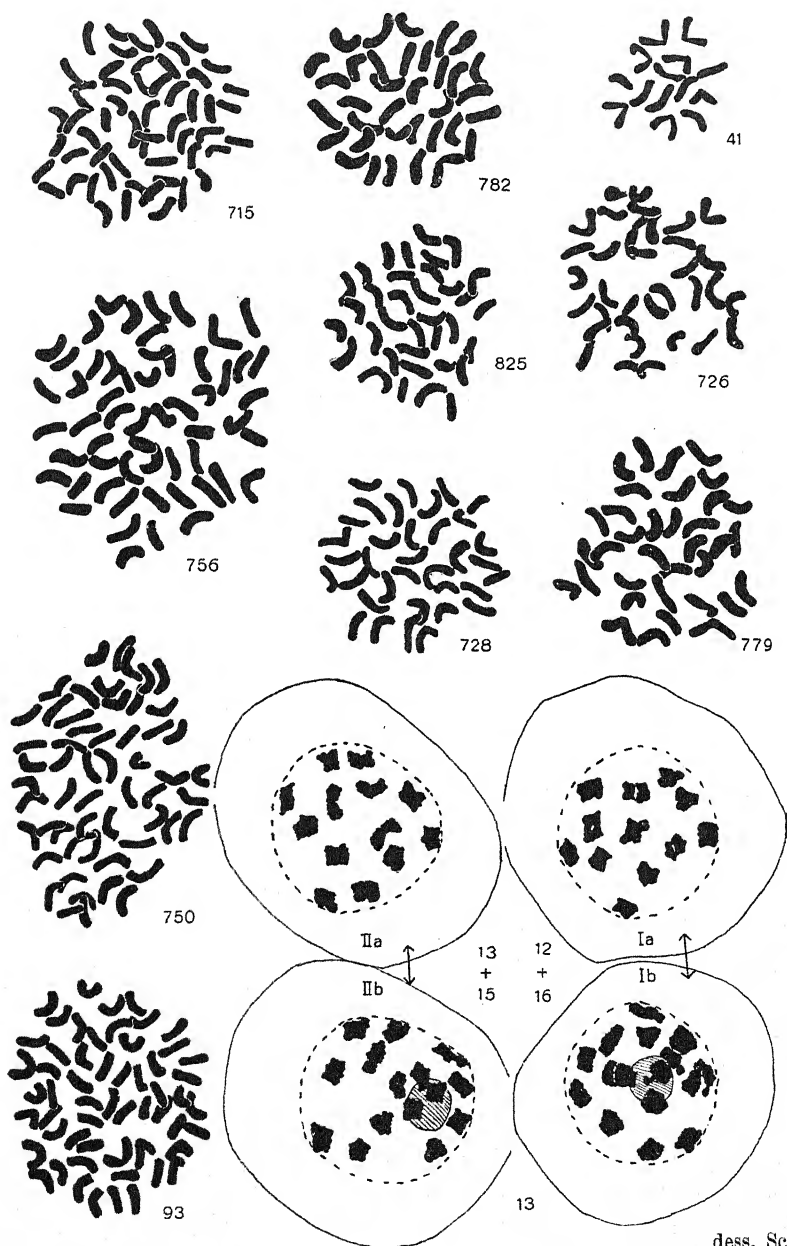


Fig. 27. Chromosomenzählungen aus Gruppe A II $2n=35$ und Gruppe B II $2n=56$.
Diakinese von Fr. 13 aus 6 [$\times 7$]; $n=28^1$).
dess. Sch.

¹⁾ S. Anm. S. 101.

reinigung (Kontamination) oder Pseudogamie (induzierte Parthenogenesis).

In 3 von den 5 mir gelungenen Kreuzungen, wo die diploide Form die Mutter ist, sind rein mütterliche Individuen in der Zahl von 15 neben 41 echten Bastarden (ohne die frühgestorbenen Zwerge) aufgetreten. Sie machen aber in 6 Bestäubungen von diploiden mit Oktoploidpollen, bei 3,3—17,7 Proz. (einmal 63 Proz.) Keimung, das ausschließliche Resultat aus (50 Pflanzen) und ebenso in 5 Bestäubungen von Oktoploiden mit Diploidpollen bei 50—100 Proz. Keimung; darunter eine große Familie von 140 Pflanzen aus 3 Beeren.

Die Gruppe B I a sind Bestäubungen mit *chiloensis*-Pollen — ich habe mit diesem kein einziges positives Resultat bei Interserialkreuzungen erzielt.

In Gruppe B I b haben extrahierte Zwitter als Pollenelter gedient. Die als Mutter dienenden *vesca*-Pflanzen mußten kastriert werden. Man könnte also einwenden, es läge ein Kastrationsfehler vor. Ein solcher kommt aber nicht in Frage bei der Gruppe II a, wo als Mutter ein reines Weibchen verwendet wurde, das in der Knospe unter Pergamintütenschutz gebracht und alsdann vorsichtig mit Diploidpollen belegt wurde und bis lange nach dem Braunwerden sämtlicher Griffel wieder bedeckt blieb. Will man nicht Pseudogamie annehmen, so bleibt nur Verunreinigung — durch Luftzug während des Arbeitens oder durch kriechende Insekten, Blattläuse, verschleppter Pollen als Erklärung übrig.

Die Gruppe III muß hier angeschlossen werden, sie enthält die 4 einzigen Fälle in meinen Versuchen in denen unter Pergamintenschutz weibliche Pflanzen ohne Bestäubung gefruchtet haben (Kreuzung Nr. 11. 17. 25. 26. Tab. 3—5). Es muß aber zur richtigen Beurteilung auch hierbei wieder bedacht werden, daß die in Tab. 16 aufgeführten Kreuzungen nur einen kleinen Bruchteil der im Laufe der Jahre ausgeführten Interserialkreuzungen ausmachen — weit mehr sind ganz ohne Resultat verlaufen.

Daß alle Bestäubungen von Weibchen mit Diploid-Zwitterpollen — auch wenn induzierte Parthenogenesis vorliegt, ebenso wie der Spontanansatz unter Schutz ♀♀ + ♂♂ hervorbringen, ist bei der Heterogamie der Weibchen zu erwarten. Da die Nachkommen gleich der Mutter den Oktoploidtyp haben, mußte nach den Erfahrungen in der Kreuzung Fr. 6 × 18 die Chromosomenzahl geprüft werden; in der Gruppe B II a wurden alle Individuen geprüft; in II b Stichproben aus S. 25,35; in Gruppe III mehrere Pflanzen der Nachkommen-

schaft; sie sind alle oktoploid (Fig. 24, die 4 Platten links und die Diakinese von Fr. 13)¹⁾. Lag Parthenogenese vor, direkte oder induzierte, so muß angenommen werden, daß nach der Reduktionsteilung eine Verdoppelung der Chromosomenzahl zur Wiederherstellung der Oktoploidzahl stattgefunden hat. Das aber mußte homogametische Weibchen geben; die Nachkommen aus Fr. 6 \times Fr. 7 und Fr. 6 II unter Schutz sind aber ihrerseits bereits geprüft — nämlich aus 6 \times 7 das ♀ Fr. 12 und aus Fr. 6 (als 6 II bezeichnet) die ♀♀ Fr. 60 b und Fr. 65. Sie haben sich als heterogametisch erwiesen, können also nicht parthenogenetisch entstanden sein. Das experimentum crucis, das MANGELSDORF-EAST für ihre 15 metroklinen „Bastarde“ aus der Kreuzung *virginiana* \times *elatior* in Aussicht gestellt, um über „pseudogamy oder contamination“ zu entscheiden, ist hier schon im Sinne der letzteren ausgefallen. So lange also der cytologische Nachweis parthenogenetischer Entwicklung in der Gattung *Fragaria* nicht geführt ist — und die bisherigen, bereits umfangreichen embryologischen Untersuchungen RUDLOFF's geben keinerlei Anzeichen dafür — wird man die muttergleichen Pflanzen auf verschleppten Pollen zurückführen müssen.

Auf diese Fehlerquelle dürften dann auch MILLARDET's metrokline fertile Formen zurückzuführen sein. Bei der ersten Beurteilung der Kreuzungsprodukte der Gruppe IIa und III war die Sterilität der ♂♂ auf ♀ Seite zusammen mit der als möglich angenommenen Dominanz des Oktoploidelters irreführend, so daß sie lange für echte Bastarde gehalten wurden; das gleiche ist auch bei der Beurteilung von MILLARDET's Beispiel 13 zu beachten. Wie wir heute wissen, könnte bei der sehr starken Dominanz des *elatior*-Typus über den Oktoploidcharakter eine gelungene Bastardierung *elatior* ♀ \times *virginiana* ♂ lauter „*elatior*“ geben; daß die ♀♀ fertil sind, beweist, daß sie nicht hybrider Natur sind. Daß aber die 6 Zwitter steril sind, beweist nach meinen Erfahrungen mit der ♂ *virginiana* unseres Sortimentes noch nicht, daß sie Reihenbastarde sind; allerdings ist es auffallend, daß unter den ♂ Individuen kein einziger fertiler Zwitter sich befand. Diese *elatior* \times *virginiana*-Bastarde MILLARDET's sind also vielleicht echte Bastarde gewesen.

Der Versuch, ob Fr. 6 (= MARIENFELDE), diese so voll bis in die Spitzen fertile und so rein weibliche Sippe mit völlig rudimentären

¹⁾ Die Angabe von RUDOLFF (l. c., S. 94/95), Fr. 13 habe 14 bivalente und 7 univalente Chromosomen, trifft nicht zu. Fig. 27 zeigt 2 aufeinanderfolgende Schnitte von 2 nebeneinanderliegenden P.M.Z. Hier wie in vielen anderen Platten sind 28 bivalente (nicht 14 + 7 = 21 Gruppen) deutlich.

Staminodien ohne Bestäubung ansetzt, ist fast jedes Jahr wiederholt worden — unter Schutz, isoliert in besonderem Haus oder beides kombiniert. Der mitgeteilte Fall, eine Beere mit 17 Samen ist das einzig positive Resultat. Es war auch deshalb parthenogenetische Entwicklung hier schon unwahrscheinlich.

b. Das Geschlecht bei Reihenkreuzungen.

Mit diesen Kreuzungen verschieden chromosomiger Eltern war gleichzeitig eine Kreuzung verschiedener Geschlechtsformen gegeben; durch die Sterilität der Kreuzungen ist das Verständnis der Geschlechtsvererbung erschwert. Doch läßt sie sich mit Hilfe der in fertilen Kreuzungen gewonnenen Resultate erklären.

In der Gruppe Ia diente ein reines ♀ als Mutter; der diploide Pollenelter war in beiden Fällen ein physiologischer Subandroezist — also hochgradig ♀ steril. Wenn das oktoploide Weibchen heterogametisch ist, der diploide Zwitter (morphologisch gesprochen) homogametisch, so müssen die pentaploiden Bastarde ♀♀ und ♂♂ im Verhältnis 1 : 1 sein. Gefunden wurde für Fr. 6×18 zunächst 30 ♀♀ + 10 ♂♂ + 14 mit schwankenden Geschlechtsangaben; für Fr. 6×28 ♀♀ : 1 ♂. Es galt für diesen Überschuß an Weibchen, der sich genetisch nicht erklären läßt, die Ursache zu finden.

Den Hinweis für eine Erklärung gab die Unsicherheit, die sich in den Geschlechtsnotierungen geltend macht. Zunächst war zu berücksichtigen, daß sowohl die zwittrigen als auch die weiblichen Bastarde steril sind; es ist ja bekannt, daß bei Artbastarden die Sterilität sich häufig schon in einer mangelhaften Ausbildung der Geschlechtsorgane geltend macht, und dann gewöhnlich die Antheren zuerst betrifft. Während daher die ♀ Organe in Zwitterblüten ebenso wie in den ♀ Blüten äußerlich normal entwickelt sind, kommt es im ♂ Geschlecht zu einer sich makroskopisch deutlich äußernden Degeneration der Antheren, die sich in den beiden reziproken Verbindungen verschieden stark geltend macht.

In der Gruppe AI mit der oktoploiden Mutter werden in den zwittrigen Blüten (im allgemeinen) die Antheren noch angelegt und erreichen fast normale Größe. Eben geöffnete Blüten erscheinen dann bei flüchtiger Beobachtung als ganz normal zwittrig; der Pollen wird aber nicht entlassen, oder er degeneriert schon sehr frühzeitig, was sich auch makroskopisch an den Antheren kenntlich macht: sie können bei beträchtlicher Größe in der offenen Blüte schwarz oder orangegelb bis braun erscheinen (Taf. 4 Fr. 524 a) wie

im vorigen Kapitel gezeigt wurde — können aber auch gelegentlich in der Größe zurückbleiben (Fr. 538 S. 53; Fig. 14). Im letzteren Fall kann eine Abgrenzung gegen genetische ♀♀ mit \pm stark entwickelten Staminodien Schwierigkeiten bereiten. Es wurde gezeigt, daß die mikroskopische Unterscheidung alsdann mit Erfolg zuhelfe genommen werden kann und auf diese Weise das sehr befriedigende Geschlechtsverhältnis 25:22 festgestellt wurde.

In der Gruppe AII, welche bezüglich der Chromosomenzahl reziprok ist, lag die Geschlechtsverbindung vor: primärer Zwitter (*vesca*-Typ) \times sekundärer, morphologischer Zwitter und zwar ist: Fr. 64 ein vollfertiler Zwitter (α); Fr. 63 ein von einem (vollfertilen) ♀ abgespaltener Zwitter (β); Fr. 62 ein physiologischer Subandroezist, fast reines Männchen (γ) und Fr. 13 ein physiologischer Andromonoezist — also alle ♂, d. h. homogametisch, was auch aus intraserialen Kreuzungen und Selbstungen bekannt war. Bei der zu erwartenden Sterilität der Bastarde war über die Wirkung der verschiedenen Fertilitätsstufen der Pollenelter kaum auf Auskunft zu rechnen (s. Tab. 17). Ob das geringe Plus der beiden ersten zufällig oder bedeutungsvoll ist, läßt sich bei dem kleinen Material nicht entscheiden. Die Kreuzung lief also: homogametisch \times homogametisch, es war daher eine einheitliche zwittrige F_1 zu erwarten.

Tabelle 17. Geschlecht (phänotypisch!) und Fertilität in den Kreuzungen diploid \times oktoploid.

		Fertilität des Pollen- elters	Anzahl Samen	Proz. Keimung	Mutter 	Echte Bastarde	Bezeichn. des Ge- schlechts i. Protokoll	Durch- schnitt- licher Ansatz
α 25,41	108 \times 64	vollfertil	161	13,7	—	14	6♂ + 8♀	5 ÷ 6 $\sqrt{vz} 3 +$
β 25,43	125 \times 63	fertil; von ♀ abge- spalten	262	8,4	6	7	5♂ + 2♀	3 ÷ 3 $\sqrt{vz} 1 +$
γ 25,38	259 \times 13	vereinzelt Ansatz von Primärbeeren	54	22,1	—	9	2♂ + 7♀	9 ÷
δ 25,42	129 \times 13	vereinzelt Ansatz von Primärbeeren	188	5,3	6	5	3♂ + 2♀	2 ÷ 3 \sqrt{vz}
ε 25,36	119 \times 62	fast reines Männchen	142	7	3	6	6♀	4 ÷ 2 \sqrt{vz}
			807		15	41		

Das Resultat stimmt mit dieser Erwartung nur wenig überein. Zwar konnte man zunächst, mit gewissen Schwankungen das Geschlecht als einheitlich bezeichnen — die Notierungen lauten aber fast durchweg auf ♀, hier und da mit dem Zusatz: mit Antherenrudimenten. Diese Ausbildung der Antherenrudimente war nach Jahren etwas verschieden; auch hier war es oft zweifelhaft ob man

von ♀ mit Rudimenten oder von ♂ mit schlechten Antheren sprechen sollte. Je besser das Material bekannt war, desto mehr war ich geneigt, bei stärkerer Ausbildung derselben von Zwittern zu sprechen. Trotzdem sind auch noch 1929 die meisten Pflanzen als ♀♀ gebucht; Pflanzen mit gut ausgebildeten Antheren fehlen ganz.

In Tab. 17 sind alle Pflanzen, die in mindestens 1 Jahr (3 bis 4 Jahre Notizen) als ♂ gebucht waren, als ♂, diejenigen die stets als ♀, mitunter mit dem Zusatz „mit Rudimenten“ gebucht waren, als ♀ bezeichnet. Wie man sieht, bleiben auch in dieser Weise beurteilt noch 16 ♀♀ neben 25 ♂♂ zurück; man bekommt fast den Eindruck einer Geschlechtsaufspaltung. Die starke Sterilität auch auf ♀ Seite in den interserialen Kreuzungen, der gelegentliche Ansatz, der im Grade dem der physiologischen Subandroezisten schwächster Prägung entspricht und sich bei den ♀♀ ebenso findet wie bei den ♂♂, also nichts mit der Geschlechtsaufspaltung zu tun hat, lassen es möglich erscheinen, auch diese sterilen „♀♀ mit Rudimenten“ als genetische Zwitter aufzufassen. Die sehr starke Reduktion der Antheren wäre dann auf Kosten der Bastardsterilität zu setzen, die in gleicher Weise die nur nicht äußerlich erkennbare Sterilität der ♀ Blüten bedingt. Die cytologische Analyse dieser Gruppe ist erst in Angriff genommen. Vergleicht man aber die Ausbildung der Antheren dieser „Zwitter“ schon rein makroskopisch mit denen der Gruppe A I so fällt die viel stärkere Reduktion derselben auf.

Während die Fruchtbildung bis zum Stadium, das sie zur Zeit der Blüte erreicht, augenscheinlich ungeschädigt fortschreiten kann, kommt es auf ♂ Seite zu einer teilweisen Unterdrückung der Antheren überhaupt. Die Störungen müssen bereits auf sehr frühem Stadium der Antherenentwicklung wirken. Es sind hier beide Reduktionstypen (vgl. S. 82) durchgeführt: Verlust ganzer entwickelter Antheren und schlechte Ausbildung bei voller Zahl. Es ist anzunehmen, daß das mikroskopische Bild dieser Gruppe viel stärker nach der ♀ Seite hin verschoben ist, daß die Degeneration des sporogenen Gewebes, soweit es überhaupt noch angelegt wird, in die ersten Stadien der Entwicklung fällt. Darin macht sich (neben der geringeren Keimfähigkeit) ein weiterer Einfluß der zarten, diploiden Mutter geltend. Daß ein völliger Verlust der Antheren, rein phänotypisch, in der Gattung *Fragaria* auch sonst vorkommt, ist oben eingehend gezeigt worden.

Es verdient in dieser Hinsicht Beachtung, daß in der Gruppe A II eine ganz auffallend starke Reduktion der Blumenkrone die Regel ist

(Fig. 28). Nach dem, was über die Beziehung zwischen Kron- und Staubblatt-Entwicklung gesagt ist, wird man auch hier die Erscheinung der Kronenreduktion mit der Reduktion der Antheren in Verbindung bringen. Es ist nicht selten, daß die immer kleinen Kronblätter der „♀ Blüten“ fast grün sind. Die Erscheinung ist also sekundär; primär ist das Schwinden des Antherenkreises.

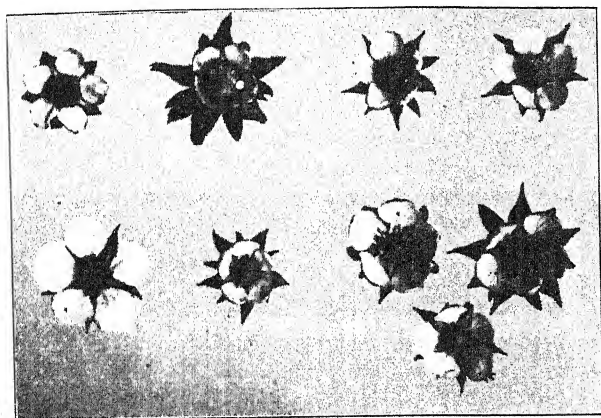


Fig. 28. Blüten der diploid \times oktoploid-Kreuzungen. (Aus Ber. D. b. G. 1930. 48.)

Auf Grund dieser Ergebnisse halte ich die aus „anatomischen“ Gründen für die Gattung *Fragaria* von RUDLOFF vorgeschlagene Einschränkung und Abgrenzung des Begriffes „Staminodium“ gegen die „funktionslosen Stamina“ nicht für zweckmäßig, sie ist jedenfalls genetisch nicht begründet.

RUDLOFF hat in seiner Tab. 1 (l. c., S. 90) die Entwicklungsstufen des männlichen Geschlechtsapparates zusammengestellt und zieht aus den Ergebnissen den Schluß, daß „eine kontinuierliche Reihe von echten Staminodien über die funktionslosen Stamina zu den echten Stamina“ hinüberführt. Die „echten Staminodien sind „tiefgreifend von den anderen Formen getrennt“; sie legen überhaupt kein sporogenes Gewebe an“; die funktionslosen Stamina tun dieses — aber es verfällt nach folgenden Stufen:

- „I. sofort nach der Gewebedifferenzierung,
- II. nach der ersten Prophase,
- III. nach den übrigen Teilungsschritten,
- IV. sehr junger Pollen,
- V. fast fertiger Pollen,
- VI. Pollen fertig, doch Antheren öffnen sich nicht,
- VII. teils funktionslose Stamina.“

Soweit heute die Ergebnisse vorliegen, dürfte es richtiger sein, den Begriff der Staminodien nicht nur nach morphologischen Gesichtspunkten zu fassen, sondern im einzelnen Fall die genetischen Verhältnisse zu berücksichtigen.

Man wird die Antheridialgebilde genetischer Weibchen sinngemäß als Staminodien bezeichnen, solche genetischer \pm fertiler Zwitter als Stamina (\pm funktionstüchtig).

Für das von RUDLOFF untersuchte Bastardmaterial, das seiner Tab. 1 zugrunde liegt und das aus meinen Kreuzungen 4×1 und 6×18 stammt, liegt die anatomische Grenze zwischen genetischen ♀♀ und genetischen ♂♂ aber nicht bei der Anlage des sporogenen Gewebes, sondern in der Reduktionsteilung.

Es scheint mir deshalb nicht, wie RUDLOFF meint, ein Zufall, daß die Gruppe III in diesem Untersuchungsmaterial nicht besetzt ist¹⁾.

Es unterliegt keinem Zweifel, daß die Pflanzen Fr. 535, 538²⁾ und 522a aus der Kreuzung Fr. 6×18 (die 3 letzten der Tabelle) genetische Weibchen sind und daß auch die anderen rund 20 Weibchen dieser Kreuzung gleich ihnen, obwohl sie größtenteils „echte Staminodien“ ohne sporogenes Gewebe besitzen, vielfach noch die Stufe I und II durchschreiten, d. h. das sporogene Gewebe bis zur Fertigstellung der P.M.Z. weiter entwickeln.

Es stimmt mit dieser Auffassung überein, daß ihre „funktionslosen Stamina“ nur die Stadien I und II erreichen; als Weibchen können sie zwar das sporogene Gewebe noch anlegen, aber sie führen die Reduktionsteilung nicht mehr durch. Von den genetischen Zwittern sind sie durch die ganzen Vorgänge der Reduktionsbildung, und zwar scharf, getrennt.

Ich halte es deshalb für richtiger, die Antherenrudimente hier als „Staminodien“ zu bezeichnen. Der von RUDLOFF untersuchte Zwitter 520a, hat unserer Auffassung entsprechend, Stamina der Stufe VI.

Die F_2 ²⁾ 4×1 , aus der die anderen von ihm untersuchten Bastarde stammen, ist männlich (aus $\text{♀} \times \text{♂}$). Die ♂ Sterilität dieser diploid \times diploid-Kreuzung wurde auf Sterilitätsfaktoren zurückgeführt,

¹⁾ Die Tabelle und der Text S. 91 dazu enthält einige Fehler (vielleicht Druckfehler?), die hier richtig gestellt werden sollen: Statt 583 muß stehen 538 (s. Figur bei mir Tafel 4 oben Mitte und Tafel 2 rechts). 535 ist nicht ♀ , wie in der Tabelle, sondern ♀ , wie im Text angegeben ist.

²⁾ Die Pflanzen aus 4×1 sind „ F_2 “-Pflanzen, die aus 6×18 „ F_1 “-Pflanzen; nicht umgekehrt.

für die der Elter Fr. 11 heterozygot ist; sie bewirken vielfach das Ausfallen ganzer Antheren, so daß die Pflanzen „morphologisch“ weiblich erscheinen. Die 6 Zwitter dieser Kreuzung, die RUDLOFF untersucht hat, 519, 517, 510, 484, 485 und 488 zeigen die Degeneration des Pollens alle erst nach vollzogener Tetraden- teilung (Stufe IV—VI) — das stempelt sie zu genetischen Zwittern — bzw. Männchen. Gleichwohl waren sie phänotypisch durch die Jahre in bezug auf den Geschlechtsausdruck sehr verschieden, wie ein Auszug aus dem Protokoll zeigt, s. Tab. 18.

Tabelle 18.

	1926	1927	1928	1929	Reduktionsstufe nach RUDLOFF
Fr. 519	♂	♂	♂	♂	VI
517	♂	♂	♂	♂ mit Rudi- menten	V
510	♀	♀	♀	♀ nur Stami- nodien	IV
484	♀	♀	♀ mit Rudi- menten	—	IV u. V
485	♂	♂	♂	♂ + ♀	IV u. echte Stami- nodien
488	♀	♀ mit Rudi- menten	♂ — ♀	—	IV u. echte Stami- nodien

Die 6 untersuchten Individuen waren als Vertreter der verschiedensten morphologischen Typen herausgewählt; es ist kaum anzunehmen, daß daher die anderen Geschwister sich anders verhalten sollten.

Es wird endlich von Interesse sein festzustellen, wie sich die Serie diploid \times oktoploid, die ja ♂ steriler ist als die reziproke Verbindung, entwicklungsgeschichtlich verhält. Makroskopisch gleicht das Bild des Geschlechtsausdrucks dem der sterilen Diploidkreuzung und es scheint auf Grund dieser Ergebnisse möglich, auch dort die morphologisch rein ♀ Blüten als Zwitter zu verstehen und zu beschreiben, bei denen die Antheren-Reduktion bis zur Bildung „echter Staminodien“ im Sinne RUDLOFF's zurückgeht.

Es ist sehr wohl möglich, daß diese Gruppe die im damals untersuchten Material noch nicht enthalten ist, Stufe III mitbringt, da hier phänotypisch bereits die Grenze nach weiblich hin auch bei den genetischen Zwittern überschritten ist. Die Untersuchung ist in Angriff genommen und es wird sich dann zeigen, ob die Trennung zwischen genetischen ♀♀ und ♂♂ in der Tat entwicklungsgeschichtlich

in einer Gattung, die wie *Fragaria* zu Staminodialbildung neigt, bei der Reduktionsteilung an einer morphologisch bestimmten Stelle gezogen werden kann. Wahrscheinlich liegt es so, daß diese Stelle in jedem einzelnen Fall (bzw. Gruppe von Fällen), abhängig von anderen — inneren und äußeren — Faktoren eine andere sein kann.

Morphologie und genetische Bedeutung fallen nicht gleichartig zusammen und demgemäß wird der Begriff Staminodium sich nicht eindeutig bestimmen lassen, wenn man beiden gerecht werden will. Falls die morphologische Reihe eine wirklich fließende wird — z. Z. ist sie es noch nicht — würde die genetische Begriffsbestimmung, weil die besondere morphologische Ausprägung letzten Endes genetisch bedingt ist, den Vorzug verdienen.

Zusammenfassung.

1. Es wurden Kreuzungen mit diploiden und oktoploiden Sippen ausgeführt.

2. Die weibliche Heterogamie bei *Fragaria* ist durch die vorliegenden Versuche bestätigt. Den genetischen „Weibchen“ stehen als allele Gruppe „Männchen + Zwitter“ gegenüber; sie werden durch einen mendelnden Realisator bestimmt.

3. Der Unterschied „Männchen — Zwitter“ morphologisch betrachtet, könnte durch abgeänderte Valenz des Realisators — nach KUHN — erklärt werden.

4. Die Weibchen sind im allgemeinen fertil; innerhalb der Klasse „Männchen — Zwitter“ lassen sich verschiedene Sterilitätstypen unterscheiden:

- I. morphologische (reine) Männchen,
- II. physiologische Männchen,
- III. physiologische Subandrözisten,
- IV. physiologische Andromonoezisten (Primärbeerenträger),
- V. vollfertile Zwitter.

5. Diese Unterschiede lassen sich durch Valenzschwankungen allein nicht erklären; sie werden vielmehr auf festbestimmte Sterilitätsfaktoren zurückgeführt, die neben den Realisatoren wirken.

6. Die Stufen II, IV, V bilden eine quantitative Reihe; ob sie als multiple Allele zu deuten sind, ist noch unentschieden.

7. Davon qualitativ verschieden ist Gruppe III, die einen „labilen“ Typus darstellt.

8. Endlich besitzen die Sippen erblich verschiedene „Tendenz“ zu höherer oder geringerer Sterilität in den Nachkommen.

9. Die Labilität in der Fertilität läßt die folgende ♀ Degenerationsreihe erkennen:

1. Reiz infolge der Befruchtung auf das Receptaculum,
2. Entwicklung von vereinzelt Nüsschen,
3. Geringe Keimfähigkeit,
4. Zwergbildung.

Dieser äußerlich sichtbaren Reihe entspricht eine entwicklungsphysiologische.

10. Faktoren für ♂ Sterilität — intraserial — oder Bastardsterilität — interserial — äußern sich in Degenerationserscheinungen der Antheren

- a) durch Ausfall ganzer Antheren,
- b) durch Reduktion der (vollzähligen) Antheren bis zur Staminodialbildung.

11. Aus inter- und intraserialen Kreuzungen folgt: Die Staminodien der genetischen ♀♀ entwickeln sich bis zur Anlage des sporogenen Gewebes: exklusive oder inklusive. Die Stamina der genetischen ♂♂ bzw. ♂♂ machen die Reduktionsteilung durch. Bei Sterilität aus den sub 10 angegebenen Gründen degeneriert der Pollen ± früh nach der Reduktionsteilung.

12. Das Geschlecht der ♀♀ ist, morphologisch, stabiler als das der Zwitter; es kann aber auch umschlagen.

13. Phänotypische Geschlechtsumwandlung ist bei *Fragaria* sehr häufig; genotypische konnte aber auch nachgewiesen werden — und zwar in beiden Geschlechtern; sie tritt mutativ auf und zwar sowohl als Sproßmutation wie als Keimlingsmutation.

14. Reihenkreuzungen gelangen sowohl in der Verbindung oktaploid \times diploid wie reziprok; sie sind prinzipiell gleich; die Kombination mit der oktaploiden Mutter ist aber vegetativ kräftiger, was sich auch in weitergehender Entwicklung der Antheren äußert.

15. Eine große F_1 oktaploid \times diploid zeigt alle Übergänge vom oktaploiden bis zum diploiden Reihentypus; gleichwohl sind alle Pflanzen echte pentaploide Bastarde; $2n = 35$.

16. Der oktaploide Elter kann also, er muß aber nicht dominant sein; faktorielle Kombinationen scheinen für die jeweilige Dominanz des Serientypus verantwortlich zu sein.

17. Die F_1 der Kreuzung oktaploid \times diploid zeigt freie Kombination der elterlichen Merkmale. Herrn R. BEATUS, der die morpho-

logische Analyse derselben durchgeführt hat, bin ich für seine wertvolle Hilfe zu Dank verpflichtet.

18. Für parthenogenetische Entwicklung — direkte oder durch fremden Pollen induzierte — konnte kein Anhalt gefunden werden. Vielmehr wurde für eine Reihe vermeintlicher „metrokliner Bastarde“ mit Sicherheit aus dem Geschlecht der Nachkommen II. Generation Fremdbestäubung festgestellt. Es wird Pollenverschleppung durch kriechende Insekten vermutet.

19. Alle interserialen Kreuzungen sind steril. Eine Diploidkreuzung $\varnothing \times$ Subandroeizist ist steril, weil die Pflanzen der F_1 und F_2 „subandroeizisch“ sind (4×1).

Eine Oktoploidkreuzung $\varnothing \times$ physiologisches σ ist steril aus bisher unerkannten Gründen; es wird vermutet, daß *Fr. chiloensis*, der σ Elter dominante Sterilitätsfaktoren mitbringt.

20. Der Begriff „Staminodium“ wird diskutiert.

Literaturübersicht.

- ASCHERSON u. GRAEBNER (1900—1905): Synopsis der mitteleuropäischen Flora. VI, 1, S. 649.
- ANTHONY, R. D. (1915): Some results in breeding small fruit (in Geneva). Proc. Am. Soc. Hort. Sc. 1915, 121.
- CORRENS, C. (1901): Über Bastarde von Rassen von Zea Mays neben einer Bemerkung über die faux hybrides MILLARDET's. Ber. dtsh. Bot. Ges. 19, 211.
- (1926): Über Fragen der Geschlechtsbestimmung bei höheren Pflanzen. Ztschr. f. induct. Abst.- u. Vererbgs.Lehre 41, 5—39.
- (1928): Bestimmung, Vererbung und Verteilung des Geschlechts bei den höheren Pflanzen. Handbuch d. Vererbungswissenschaft Bd. IIC.
- DARROW, G. M. (1927): Sterility in the Strawberry. Journal of Agricult. Research 34, 393—411.
- (1925): The importance of sex in the Strawberry. Journal of Heredity 16, 193 bis 204, 8 Fig.
- DECAISNE (1762): Jardin fruitier du Museum, Le Fraisier. Paris 1762—1775.
- DUCHESNE, M. fils (1766): Histoire naturelle des fraisiers. Paris 1766.
- EAST, E. M. (1928): Heredity in the Genus *Fragaria* with special Reference to the False Hybrids of MILLARDET. Ztschr. f. induct. Abst.- u. Vererbgs.Lehre Supplem. Bd. I, 625—630.
- GIARD, A. (1903): Les faux hybrides de MILLARDET et leur interprétation. C. r. hebd. Soc. Biol. Paris 55, 779—782.
- HEDLUND, T. (1910): Geschlechtswandel bei vegetativer Vermehrung von *Fragaria grandiflora*. Sv. bot. Tidskr. 4 (76—78).

- HEGI: Flora von Deutschland Bd. IV, 2, S. 895 ff.
- ICHIJIMA, K. (1926): Cytological and genetic studies on *Fragaria*. Genetics XI, 590—604.
- KIHARA, H. (1926): Über die Chromosomenverhältnisse bei *Fragaria elatior*. Ztschr. f. indukt. Abst.- u. Vererbgs.Lehre 41, 41—42.
- KOCH (1842): Über die deutschen Erdbeeren. Flora XXV, 529—540.
- KUHN, E. (1930): Die Geschlechtsformen bei *Fragaria* und ihre Vererbung. Der Züchter 2, 2—12.
- (1930): Über Kreuzungen des getrenntgeschlechtigen *Thalictrum Fendleri* mit gemischtgeschlechtigen Arten. Biol. Ztbl. 50, 81—102.
- LONGLEY, A. E. (1926): Chromosomes and their significance in Strawberry classification. J. Agr. Res. 32, 559—568.
- MANGELSDORF, A. J. and EAST, E. M. (1927): Studies on the genetics of *Fragaria*. Genetics 12, 307—339.
- MILLARDET (1894): Note sur l'hybridation sans croisement ou fausse hybridation. Mem. Soc. Sc. phys. et nat. de Bordeaux 1894, 4 sér., t. IV.
- RENNER, O. (1929): Artbastarde bei Pflanzen. Handb. d. Vererb.Wiss. II A.
- RICHARDSON, C. W. (1914): A preliminary note on the genetics of *Fragaria*. Journal of Genetics 3, 171—177.
- (1918): A further note on the genetics of *Fragaria*. Journal of Genetics 17, 167—170.
- (1920): Some notes on *Fragaria*. Journal of Genetics 10, 39—46.
- (1923): Notes on *Fragaria*. Journal of Genetics 13, 147—152.
- RUDLOFF, C. F. (1930): Entwicklungsphysiologische Studien in der Gattung *Fragaria* I. Gartenbauwissenschaft 3.
- SOLMS-LAUBACH (1902): Über unsere Erdbeeren und ihre Geschichte. Bot. Ztg. 65, 1. Abt., 45—76.
- VALLEAU, W. D. (1923): The inheritance of flower types and fertility in the Strawberry. Am. Journal Botany 10, 259—274, 4 Taf.
- (1918): Sterility in the Strawberry. Journal. Agr. Research 12, 613—669.
- YARNELL, S. H. (1929): Notes on the somatic chromosomes of the 7-chr. group of *Fragaria*. Genetics 14, 78—84, 2 Taf.
- ZACHARIAS, E. (1903): Über den mangelhaften Ertrag der Vierländer Erdbeere. Verh. nat. V. Hamburg, III. Folge, 11. Jahrgang.
- (1907): Über Degeneration bei Erdbeeren. Jahresber. Ver. angew. Bot. IV, S. 14.

Tafelerklärung.

Tafel 1. Diploidkreuzung Fr. $4 \times 1 = vesca$ ♀ $\times vesca$ -Bastard ♂ (physiologischer Subandroecist).

Bild 2. F_2 im Pikierkasten; Habitusunterschiede; die Pfeile weisen auf Z-Zwerge.

Bild 3. Typen sporadischen Ansatzes bei physiologischem Subandröcisten.

Bild 4—5. Je 1 Zweig einer charakteristischen F_1 -Pflanze.

Tafel 2. Oktoploid \times diploid Fr. $6 \times 18 = grandiflora$ ♀ $\times Hagenbachiana$ ♂;

535, 520 a, 519 a (Heterosis), 548, 518 a, 343 = Oktoploidtypus,

538, 544 = Diploidtypus.

Beachte die Kombination von Reihentypus und Pflanzengröße.

Tafel 3. Fr. 6×18 . Bild 1. Teil des F_1 -Beetes; Originalpflanzen von Aussaat 1922, aufgenommen 1929.

Bild 2. do. Sämlinge im Jahre 1928.

Bild 3. Mendelnder Zwerg aus 6II, Kreuzung 32.

Tafel 4 links, Bild 1. Blüten der Diploidsippen Fr. 2, 4, 8, 9, 18.

Bild 2. Blüten der Oktoploidsippen Fr. 6, 3, 10, 19.

Bild 3. Blüten aus oktoploid \times diploid Fr. 6×2 ; 7 = Fr. *vesca* ♀, Fr. 100 mit Geschlechtsumwandlung.

Bild 4. Fr. 580 mit Geschlechtsumwandlung. Schwinden ganzer Antheren.

Mitte, Bild 1 u. 2. Oktoploid \times diploid Fr. 6×18 .

Bild 3. Blütenfüllung (Fr. 717) aus dem Antherenkreis in diploid \times oktoploid.

Bild 4. Fr. 603 Geschlechtsumwandlung mit Verkleinerung der Krone, rein ♀ und ♂ Blüten.

rechts, Bild 1. Kreuzung $6[\times 7] =$ oktoploid; 14 und 13 = ♂; 12 = ♀.

Bild 2. Fr. 524 a aus 6×18 } Reduktion und Verlust

Bild 3 Fr. 603 a aus 6II } ganzer Antheren.

Tafel 5. Geschlechtsumwandlung.

Fr. 579 ♀ und ♂ Triebe an 1 Pflanze.

Fr. 57 a ♀ und ♂ Klon aus *Fragaria* 3 = *virginiana* selbst.

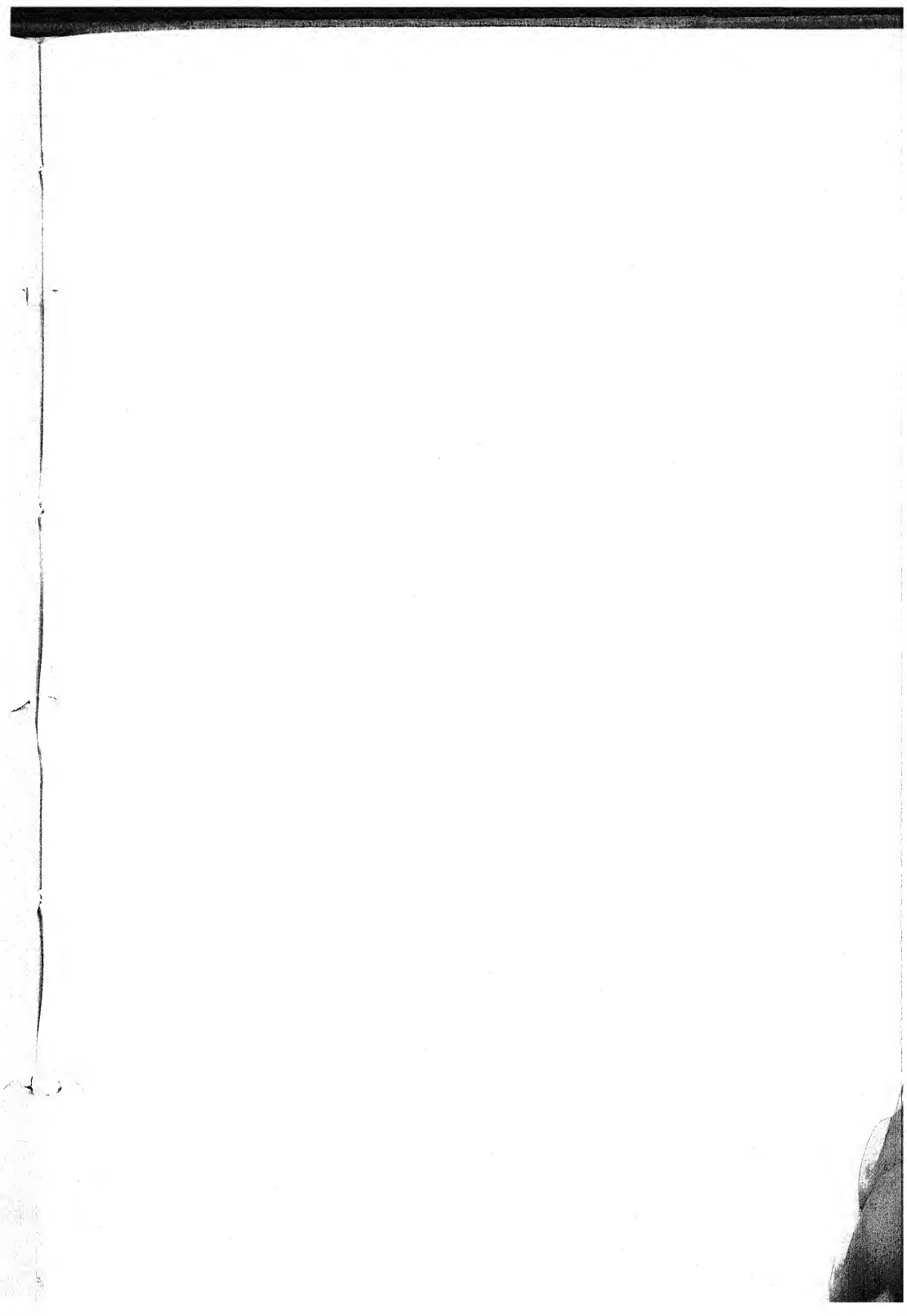
Darüber: Blüten derselben.

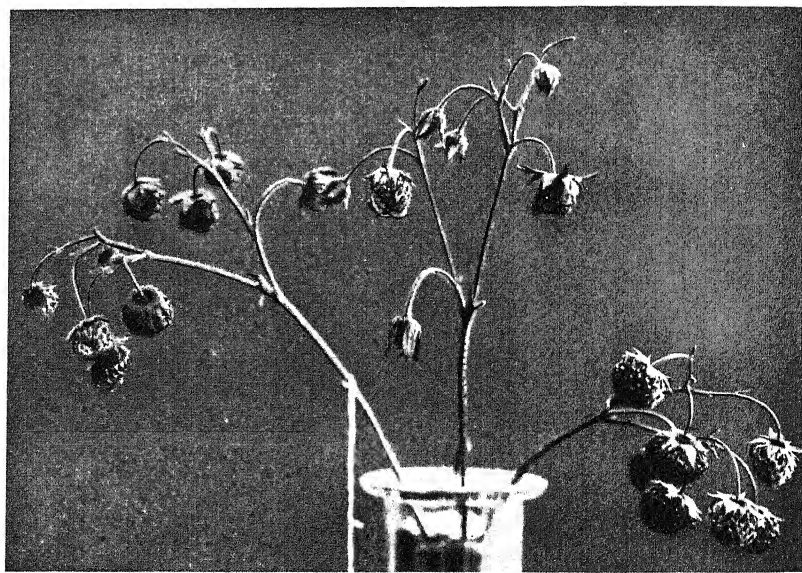
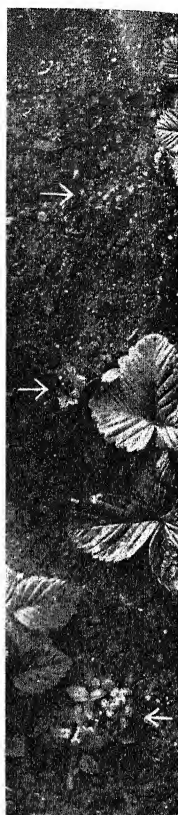
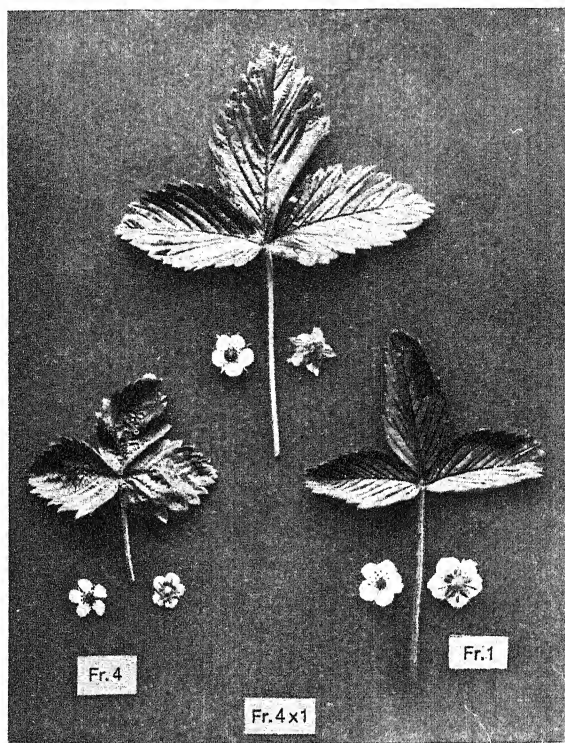
Tafel 6—8. Blatttypen der Kreuzung 6×18 oktoploid \times diploid.

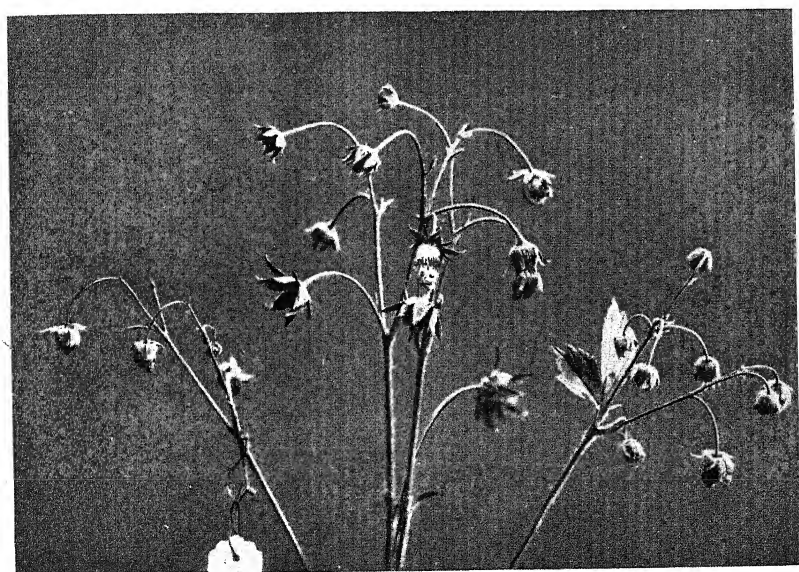
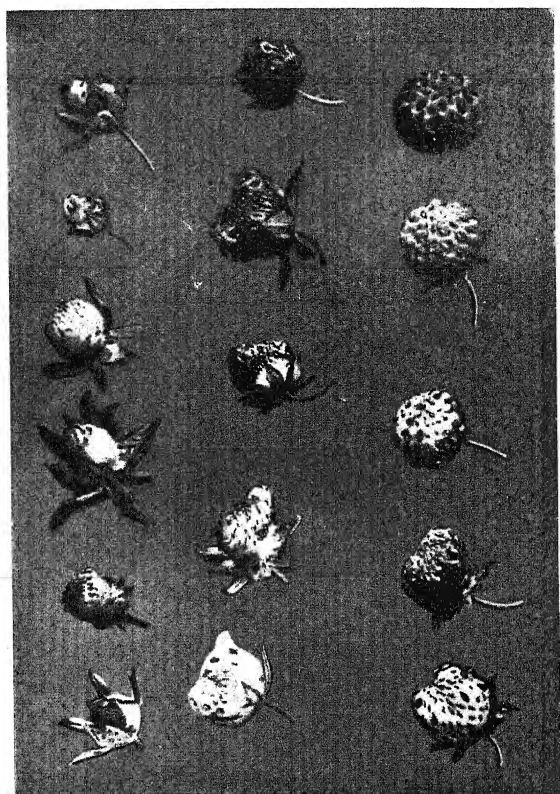
Angeordnet in der Ähnlichkeitsreihe:

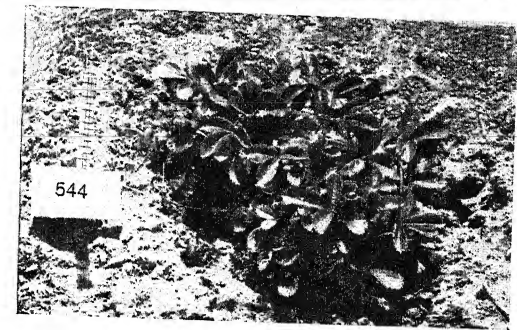
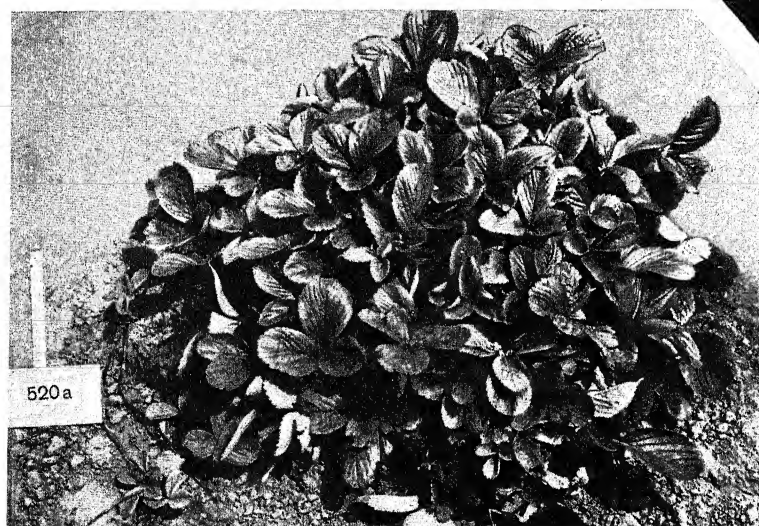
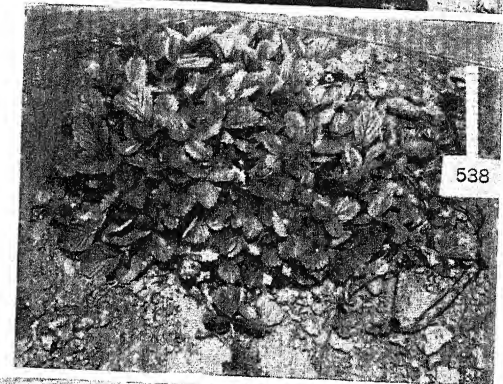
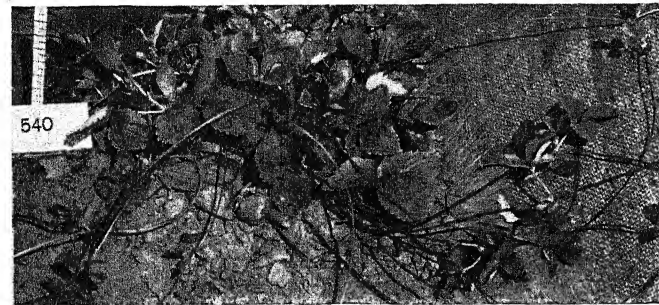
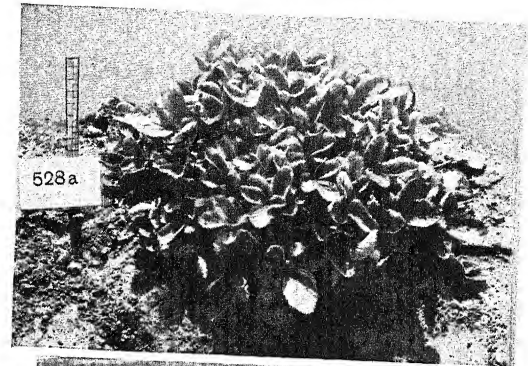
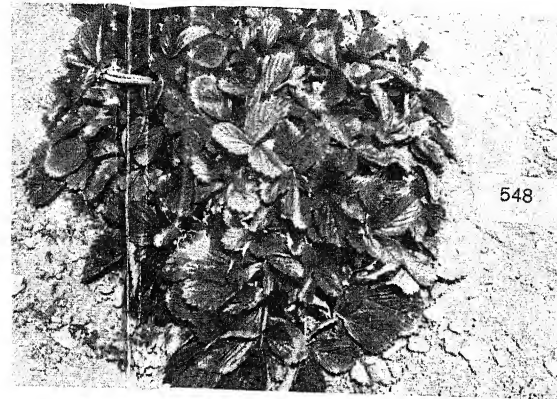
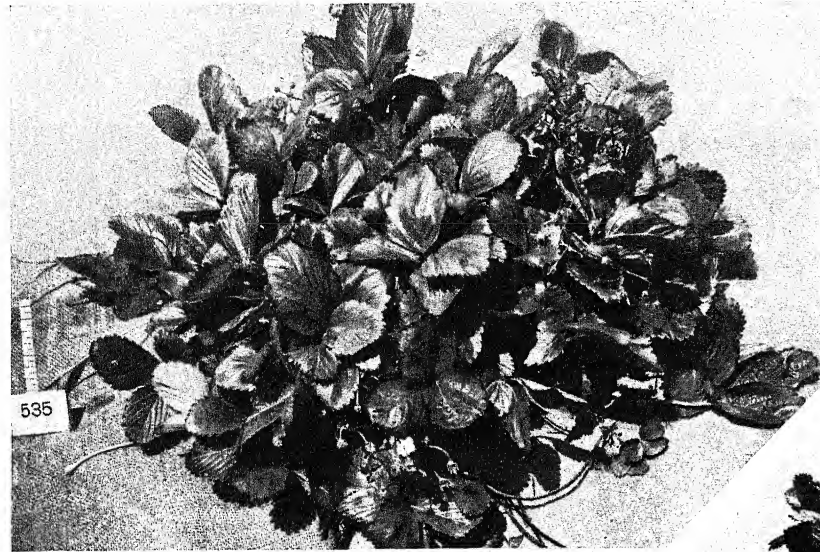
Fr. 6 — ~ Fr. 6 — intermediär — ~ Fr. 18 — Fr. 18.

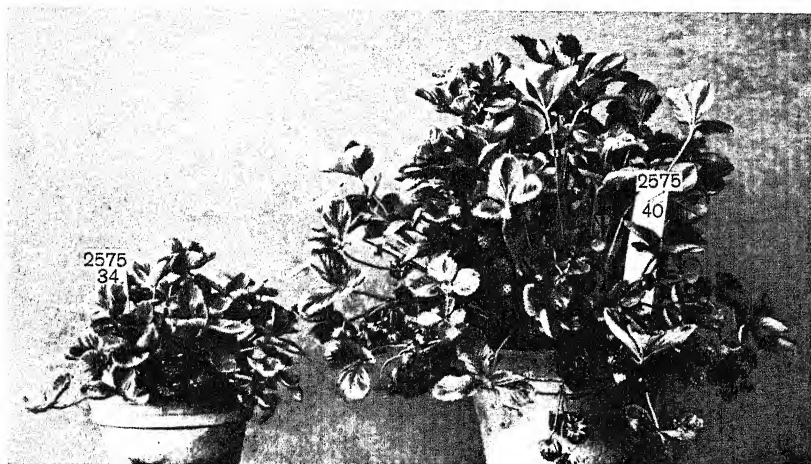
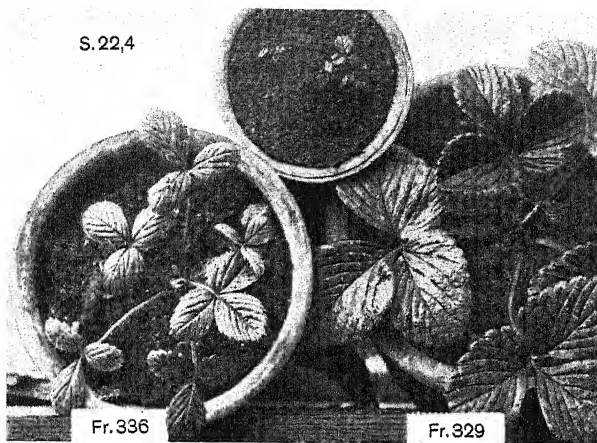
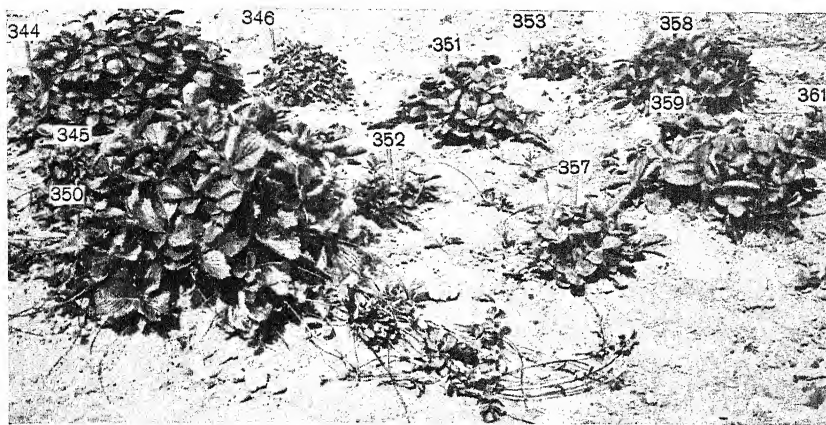
Beachte die freie Kombination von Blattgröße, Form, Blattstiel, Zähnung (und aus der Zeichnung nicht zu ersehen, Konsistenz) des Blattes.

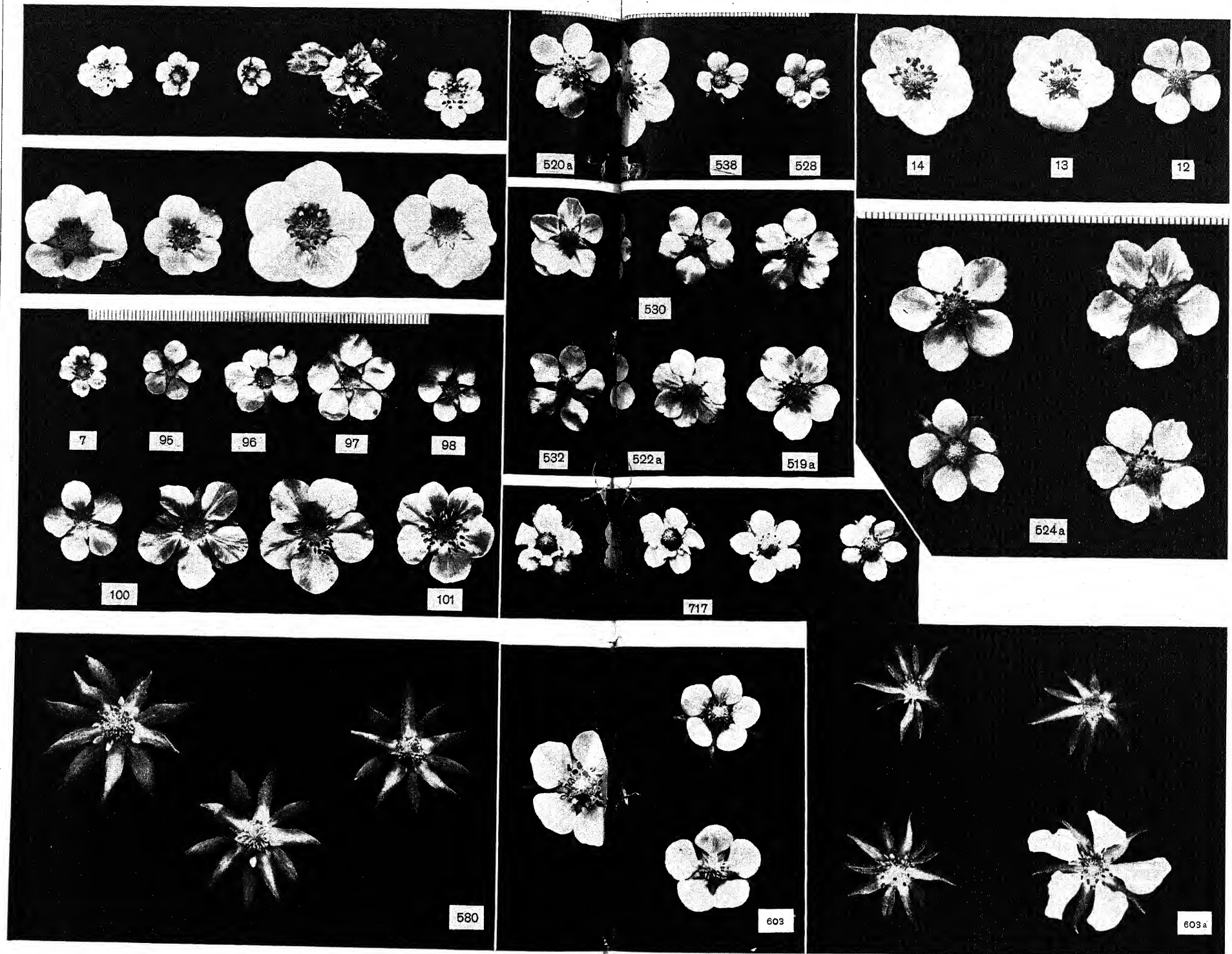


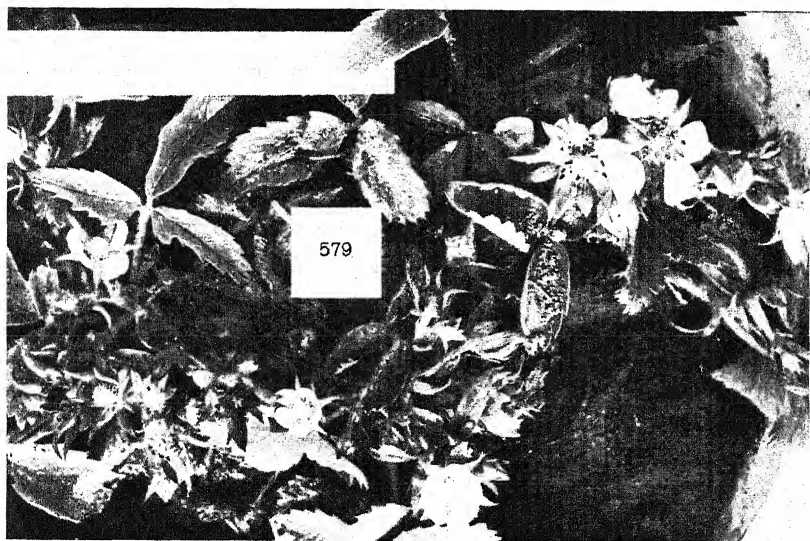
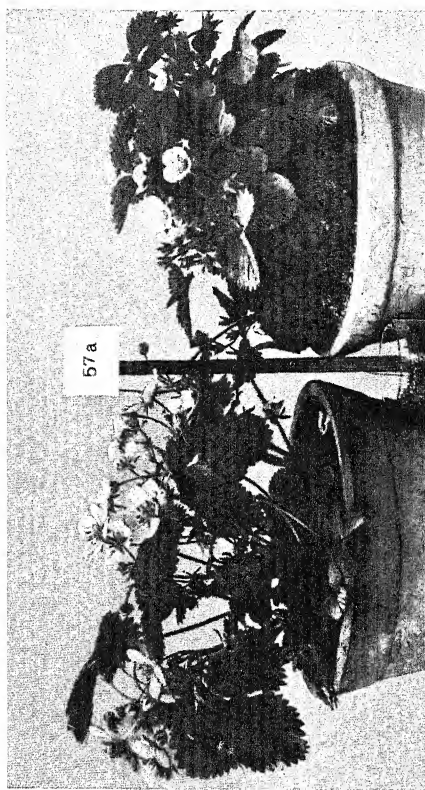
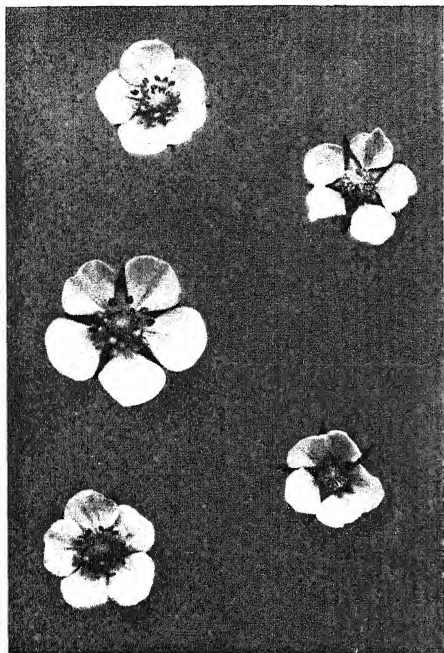












BOTANISCHE ABHANDLUNGEN

HERAUSGEGEBEN VON

K. GOEBEL

PROFESSOR AN DER UNIVERSITÄT MÜNCHEN

BAND 2

MIT 323 ABBILDUNGEN IM TEXT UND 22 TAFELN



JENA
VERLAG VON GUSTAV FISCHER
1928/1931

Alle Rechte vorbehalten.

Printed in Germany.



Inhalt zu Band II.

- Heft 13: STOCKER, Dr. OTTO, Der Wasserhaushalt ägyptischer Wüsten- und Salzpflanzen. Mit 1 Tafel.
- Heft 14: ARBELÁEZ, ENRIQUE PÉREZ, Die natürliche Gruppe der Davalliaceen (Sm.) Kfs. Mit 35 Abbildungen im Text.
- Heft 15: HOEPPENER, Dr. h. c. EDGAR, und RENNER, Prof. Dr. OTTO, Genetische und zytologische Oenotherenstudien. II. Zur Kenntnis von *Oe. rubrinervis*, *deserens*, *Lamarckiana-gigas*, *biennis-gigas*, *franciscana*, *Hookeri*, *suaveolens*, *lutescens*. Mit 30 Abbildungen im Text und 7 Tafeln.
- Heft 16: KNAPP, EDGAR, Untersuchungen über die Hüllorgane um Archegonien und Sporogonien der akrogynen Jungermaniaceen. Mit 214 Abbildungen im Text.
- Heft 17: GOEBEL, K. und SANDT, W., Untersuchungen an Luftwurzeln. Mit 9 Abbildungen im Text und 6 Tafeln.
- Heft 18: SCHIEMANN, ELISABETH, Geschlechts- und Artkreuzungsfragen bei *Fragaria*. Mit 28 Abbildungen und 7 Kurven im Text und 8 Tafeln.

